L2 280
(1e ex.)

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XL

FASCICULE 3

M.-C. SAINT GIRONS

LE RYTHME CIRCADIEN DE L'ACTIVITÉ CHEZ LES MAMMIFÈRES HOLARCTIQUES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome XL. Fascicule 3. — 1966.

LE RYTHME CIRCADIEN DE L'ACTIVITÉ CHEZ LES MAMMIFERES HOLARCTIQUES

par

Marie-Charlotte SAINT GIRONS

Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum, Brunoy

INTRODUCTION

L'existence d'un rythme d'activité circadien, c'est-à-dire d'une durée approximative de 24 heures, a été reconnue depuis longtemps chez les animaux. On sait, par exemple, que la plupart des Rongeurs sont nocturnes, que l'envol des Chauves-Souris a lieu au coucher du soleil, que les Ecureuils circulent dans la journée. De nombreux travaux ont été consacrés à ce problème, plus particulièrement chez les Invertébrés où l'expérimentation peut s'effectuer sur un grand nombre d'individus maintenus dans des conditions standards. L'étude du rythme des Mammifères est plus difficile et, souvent, moins précise. Les données que nous possédons résultent d'observations dans la nature ou au laboratoire.

Les premières sont le fait de naturalistes de terrain. Etant donné la difficulté d'étude des animaux dans le milieu naturel, elles sont en général très fragmentaires, mais leur valeur est indiscutable.

Le second type d'observations concerne soit des animaux sauvages maintenus dans des conditions semi-naturelles, soit des espèces dites de laboratoire, c'est-à-dire essentiellement les races albinos de Souris et de Rats ainsi que le Hamster doré. Les recherches concernant les espèces sauvages, si elles sont effectuées dans de bonnes conditions, se rapprochent beaucoup des observations sur le terrain. Lorsque les expériences sont conduites avec soin et que leur durée englobe les variations cycliques annuelles, ces études sont sans doute les plus intéressantes et les plus complètes que l'on puisse effectuer, mais elles ont toujours besoin d'être sévèrement contrôlées par l'observation directe dans la nature. Les recherches chez des animaux de laboratoire se poursuivent

Source : MNHN, Paris

généralement dans des conditions bien particulières et sont destinées à connaître non les caractéristiques de l'activité normale, mais plutôt les modifications expérimentales de l'intensité ou de l'horaire. C'est ainsi qu'on peut étudier l'influence de la température ou de la période d'éclairement chez des organismes maintenus par ailleurs en conditions constantes. Ces travaux ne sont pas, dans la plupart des cas, l'œuvre de naturalistes, mais de physiologistes s'intéressant plus au problème qu'au matériel utilisé.

Au cours des dernières décades, plusieurs mises au point ont été publiées : Jores (1937), Kalabukhov (1940), Calhoun (1945 *a*, 1946), Harker (1958), Bünning (1958), Cloudsley-Thomson (1961), Aschoff (1962). Elles portent soit sur l'ensemble du règne animal et végétal, soit plus spécialement sur les rythmes circadiens observés chez les animaux. Des physiologistes ont également publié plusieurs mises au point concernant moins l'activité motrice que les rythmes circadiens des différentes fonctions chez l'homme et les animaux de laboratoire (Kleitman, 1949 ; Halberg, 1959 ; Simonnet, 1964 ; Reinberg et Ghata, 1964). Deux réunions internationales rassemblant des biologistes, des physiologistes, des mathématiciens et des physiciens intéressés par ces problèmes se sont tenues l'une en 1960 à Cold Spring Harbor (U.S.A.), l'autre, en 1964, à Feldafing (Allemagne), sans parler d'un grand nombre de réunions d'une portée moindre. Les rythmes d'activité des petits Mammifères ont été en particulier étudiés dans des conditions expérimentales au Max-Planck-Institut, à Erling-Andechs, par Aschoff et ses collaborateurs (Allemagne) et par DeCoursey et Rawson aux Etats-Unis. A la suite de travaux poursuivis pendant plusieurs années, les caractéristiques fondamentales des rythmes de l'activité des petits Mammifères sont connues. L'influence de l'intensité lumineuse et celle de la durée des périodes alternativement éclairées et obscures (1) ont été en particulier très étudiées. Les stimuli déclenchant l'apparition d'un rythme circadien chez des animaux maintenus par ailleurs en conditions constantes, les repères astronomiques permettant les « remises à l'heure » sont parfaitement définis. Ces données expérimentales permettent d'intégrer dans un cadre précis et limité les observations fortuites faites dans la nature, aussi bien que celles effectuées au laboratoire dans des conditions écologiques voisines des conditions naturelles.

L'activité des Mammifères est principalement réglée par des facteurs cosmiques constitués par les heures du lever et du coucher du soleil qui déterminent pour une région donnée, à une date donnée, les durées respectives des périodes d'éclairement et d'obscurité. Dans l'ensemble, le coucher du soleil pour les espèces nocturnes, le lever du soleil pour les espèces diurnes, constituent des « donneurs de temps » (2) sur l'horaire

(1) Pour désigner ce dernier phénomène, on utilise généralement les abréviations suivantes : L.D. = alternance de lumière (lighting) et d'obscurité (darkness) ; cette abréviation est suivie de 2 chiffres, par exemple L.D. 6-18 signifie : période lumineuse de 6 heures alternant avec une période d'obscurité de 18 heures. Si aucun chiffre n'est précisé, c'est que chaque période est égale à 12 heures. L.L. signifie lumière constante ; D.D. signifie obscurité constante.

(2) Le terme consacré par l'usage international est « Zeitgeber » ; nous l'utiliserons dans cette étude.

Source : MNHN, Paris

desquels les individus règlent leur activité (Aschoff, 1964*a*). Le fait que l'activité spontanée des animaux continue à suivre un rythme voisin de 24 heures, avec chaque jour un léger décalage, lorsque les conditions lumineuses demeurent constantes (expériences dites de libre cours) (1) est une observation dont l'importance quant à l'origine endogène des rythmes n'échappera à personne. Ce n'est pas notre propos de l'étudier ici (2). Nous n'envisagerons que les rythmes dans des conditions naturelles.

De nombreux facteurs modifient la durée, l'intensité et l'horaire de l'activité des Mammifères. Les uns sont d'ordre écologique (luminosité, pluviosité, température, vent, pression barométrique, changement dans les conditions atmosphériques, nourriture disponible, action des prédateurs), les autres d'ordre éthologique et physiologique (relations intraspécifiques, activité sexuelle, âge, sexe).

Au rythme fondamental, centré sur 24 heures, viennent habituellement se superposer d'autres rythmes, à court terme, qui correspondent à des rythmes de métabolisme et qui, pour les petits Mammifères, sont d'une durée d'une ou, tout au plus, de quelques heures. Ce sont des rythmes sous-jacents dont l'existence n'est pas toujours aisée à mettre en évidence (Durup, 1957). De plus, au cours du cycle annuel interviennent des fluctuations saisonnières qui modifient considérablement l'activité. C'est pourquoi, l'étude du rythme circadien d'une espèce ne doit pas consister seulement en « sondages » poursuivis pendant un laps de temps limité.

Ayant eu la possibilité d'étudier plusieurs espèces de petits Mammifères sauvages au laboratoire et d'observer conjointement les mêmes espèces dans la nature, nous avons cru utile de faire le point des connaissances dans ce domaine, en insistant sur l'aspect écologique du problème et en nous intéressant plus à l'animal dans son milieu normal qu'au problème théorique du rythme circadien de l'activité.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Suivant les espèces étudiées et suivant les problèmes posés, les observations se font soit dans la nature, soit au laboratoire.

Obssrvations dans la nature

Nous l'avons déjà dit, ces observations sont souvent fortuites. Elles sont aussi parfois le fruit de longues années de recherches dans un biotope particulier par un naturaliste patient. Dans ce cas, ce sont surtout les espèces diurnes de moyenne et de grande taille qui sont étudiées,

(1) Les Anglo-Saxons utilisent le terme de « free running » maintenant consacré par l'usage.

(2) Voir Aschoff (1963) pour l'exposé de ce problème.

Source : MNHN, Paris

ainsi que les Chauves-Souris dont les heures régulières d'envol ont depuis longtemps attiré l'attention. Les petites espèces, particulièrement si elles sont nocturnes et souterraines, échappent à peu près complètement à ce genre d'observation. Une bonne méthode d'étude directe des espèces nocturnes dans la nature utilise l'éclairage par radiations infra-rouges expérimenté d'abord par SOUTHERN et coll. (1946) chez *Rattus norvegicus* en conditions naturelles. Cette méthode a été ultérieurement utilisée par d'autres naturalistes (COX et KRUGER, 1955 ; BUBENIK, 1961).

Dans la nature, il est possible d'enregistrer l'horaire des rentrées et des sorties d'un animal en plaçant à l'orifice du terrier un tambour de Marey dont les mouvements s'inscrivent sur un cylindre enregistreur, mais l'appareil, fragile et encombrant, ne peut servir que pour des espèces de petite taille. Un actographe électrique a fourni à SPENCER (1939) de bons résultats. PETTER (1961) a utilisé un appareil du même type pour l'étude de l'activité chez des Rongeurs désertiques. Des observations très intéressantes ont été faites par O. P. PEARSON (1959, 1960 *a* et 1960 *b*) sur l'activité nocturne de petits Rongeurs américains en plaçant le long des trajets régulièrement suivis par les animaux une caméra synchronisée avec un flash électronique enregistrant ainsi chaque passage (voir aussi OSTENBENG, 1962). CALHOUN (1963) a placé une cellule photo-électrique à l'endroit où des Rats devaient traverser une barrière pour obtenir leur nourriture. Un appareil de ce type a servi à NYHOLM (1957) pour enregistrer l'horaire des sorties et des retours au gîte de certaines Chauves-Souris. Pour étudier les déplacements de petits Mammifères souterrains, GODFREY-CROWCROFT (1954) a utilisé le marquage des animaux par isotopes radioactifs. Les déplacements des individus à l'intérieur des terriers sont ensuite repérés à l'aide d'un compteur Geiger. Cette méthode a donné à l'auteur de bons résultats aussi bien chez des Rongeurs *(Microtus agrestis)* que chez des Insectivores *(Talpa europaea)*. Elle a ensuite été utilisée par d'autres naturalistes (PENDLETON, 1956 ; HAMAN et coll., 1964). MAYER (1957) place à l'entrée des terriers des surfaces enduites de noir de fumée. Les animaux y impriment la trace de leurs pattes et on peut obtenir ainsi des indications sur l'intensité des passages, mais il faut vérifier très fréquemment l'appareillage et les données fournies ne sont pas d'une grande précision.

Au cours d'expériences de piégeages dans la nature pour connaître la densité et la répartition des espèces les mieux représentées, on obtient souvent des indications très intéressantes sur l'activité (ELTON et coll., 1931 ; HAMILTON, 1937 ; L.E. BROWN, 1956 ; JANSKY et HANAK, 1960 ; BUCHALCZYK, 1964) ainsi que sur l'influence des divers facteurs écologiques. Si les pièges sont contrôlés régulièrement et si on prend soin de noter en même temps les conditions atmosphériques, le nombre d'animaux capturés dans des conditions précises donne une idée sans doute très proche de la vérité de l'horaire de l'activité et de l'influence exercée par les facteurs climatiques (SAINT GIRONS, 1957*b*). Certains auteurs se sont fondés sur la consommation de la nourriture pour apprécier l'activité des animaux (CHITTY et SHORTEN, 1946, chez *Rattus norvegicus*).

Source : MNHN, Paris

Observations au laboratoire

Dans la majorité des cas, c'est la durée, l'horaire et l'intensité de l'activité locomotrice qu'il importe de connaître. Il est généralement difficile de différencier, par les méthodes classiques d'enregistrement en actographe, les divers formes de l'activité : période de nourriture, soins de toilette, exploration de la cage par exemple. Le plus souvent on ne peut y parvenir qu'en utilisant conjointement l'observation directe de l'animal pendant au moins un nycthémère et l'enregistrement actographique (voir cependant le dispositif à relais magnétiques de NEWBURY, 1956).

Les actographes peuvent être de différentes sortes et les modèles proposés sont nombreux. Ils se rapportent à trois types principaux.

ENREGISTREMENT DE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE SPONTANÉE

A l'intérieur d'une cage de grandes dimensions, on introduit une roue munie d'un compte tours, ou de tout autre mécanisme, permettant d'enregistrer l'heure à laquelle l'animal pénètre dans le tourniquet, celle où il le quitte, ainsi que le nombre de rotations qu'il lui imprime par unité de temps (STEWART, 1898). Cette méthode a l'avantage de mettre en évidence à la fois l'intensité et la durée de l'activité. Par contre, les mouvements de l'animal en dehors de la roue, en particulier dans l'abri, ne sont pas enregistrés. De plus, COLTON (1933) étudiant l'activité de *Neotoma mexicana*, a montré que les animaux peuvent faire mouvoir la roue à l'aide de leurs pattes sans y pénétrer. C'est donc une cause d'erreur possible, non en ce qui concerne l'horaire mais l'intensité de l'activité.

ENREGISTREMENT DE L'HORAIRE DE L'ACTIVITÉ

Les sorties et les rentrées dans l'abri, ainsi que les mouvements à l'intérieur de celui-ci sont les seules données enregistrées. Plusieurs dispositifs peuvent être utilisés suivant qu'on place l'abri sur des capsules de Marey dont les modifications sont transmises à une aiguille, ou bien des contacts électriques enregistrant un « top » chaque fois qu'un passage a lieu à l'entrée du terrier artificiel (HARNED et coll., 1952 ; DURUP et SAINT GIRONS, 1958 ; SHIPTON et coll., 1959 ; RAWSON, 1960). Dans le cas d'un dispositif de ce genre, le sol de la cage, à l'extérieur de l'abri, peut être aménagé de manière à reconstituer un micro-biotope analogue à celui que l'animal fréquente dans la nature et, pour les animaux sauvages, cette considération est importante. C'est le type d'actographe que nous utilisons.

Source : MNHN, Paris

Enregistrement de l'activité totale

On peut également enregistrer tous les déplacements de l'animal à l'intérieur de la cage par des contacts électriques judicieusement placés (Karlson, 1950) ou tout autre dispositif permettant de suivre les évolutions de l'animal à l'intérieur de la cage (Szymanski, 1914 et 1918 ; Clarke et Hawkins, 1957 ; Nielsen, 1957 ; Crowcroft, 1959).

Bien entendu, la combinaison de plusieurs de ces dispositifs de base est possible (Calhoun, 1946).

Il est recommandé de fournir aux animaux une cage de dimensions spacieuses ou, en cas d'impossibilité, d'agrandir artificiellement le domaine vital en aménageant l'intérieur de la cage (tourniquet, touffes de plantes, pierres etc.). Des études faites chez *Mus musculus*, *Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* ont montré que le caractère rythmique de l'activité disparaît dans une cage de petite taille (Zollhauser, 1958 ; Durup et Saint Girons, 1958).

D'autre part, l'adjonction d'un tourniquet augmente l'intensité de l'activité. Il n'est peut-être pas indispensable de maintenir les cages dans des pièces pourvues d'une bonne insonorisation. Les bruits extérieurs ne modifient pas l'activité de *Clethrionomys glareolus* et *Clethrionomys rufocanus* (Durup et Saint Girons, 1958 ; A. M. Pearson, 1962).

Les dispositifs que nous venons de passer très brièvement en revue sont valables surtout pour les petites espèces (Rongeurs et Insectivores). Si l'on s'adresse à des animaux de plus grande taille, il est souvent difficile d'obtenir des enregistrements réguliers. Les Carnivores supportent en général mal la captivité dans de petites cages. On peut, soit les observer dans la nature, soit utiliser des appâts dispersés, reliés à des appareils photographiques que l'animal déclenche lorsqu'il dévore l'appât. Ces procédés sont peu utilisables dans la pratique et d'un rendement faible. Pour le Blaireau, *Meles meles*, Canivenc et coll. (1960) ont utilisé un émetteur radio à transistor inclus sous la peau du dos de l'animal. Des antennes reçoivent les signaux émis à chaque passage et les inscrivent sur des bandes d'enregistrement. Cette méthode peut être utilisée pour des espèces de grande taille vivant en semi-liberté. Pour les Ongulés, l'observation peut se faire dans de grands enclos avec postes d'observation judicieusement distribués, sur des animaux munis ou non d'un actophone (Bubenik, 1960 et 1961 ; Bubenik et Lochman, 1956).

L'étude de l'activité d'une espèce ne peut s'entreprendre que si l'on possède une bonne connaissance de la biologie de l'animal dans les conditions naturelles. Dans ce cas, on saura quelle est la méthode d'enregistrement la mieux adaptée à la taille, au genre de vie, aux réactions des individus par rapport à la captivité.

Source : MNHN, Paris

ETUDE PAR ESPECE

RONGEURS

Parmi les Mammifères étudiés au laboratoire ou dans la nature, ce sont les Rongeurs qui fournissent le contingent le plus important et c'est sur eux que nous possédons le plus de données. Les Rongeurs sont en effet généralement de petite taille et supportent bien la captivité. De plus, leur approvisionnement en nourriture ne pose pas de problèmes difficiles.

La plupart des Rongeurs sont nocturnes, ou principalement nocturnes, avec quelques exceptions (Ecureuils, Spermophiles, Marmottes). Le rythme de l'activité est polyphasique : à l'intérieur du nycthémère, des phases de repos alternent avec des phases d'activité suivant un horaire régulier. La pointe d'activité maximale se situe le plus souvent au coucher du soleil. Ce maximum est suivi d'un repos relatif puis d'un second maximum d'activité, moins accentué que le premier, précédant le lever du soleil. Ces rythmes possèdent donc le caractère d'un bigéminisme : le maximum secondaire suit le maximum principal d'un intervalle de moins de 12 heures (CALHOUN, 1945 *a* ; ASCHOFF, 1957).

Sciuridae

Sciurus vulgaris.

Les Ecureuils sont des animaux arboricoles et diurnes pour lesquels nous possédons un certain nombre d'observations dans la nature et peu dans des conditions expérimentales. Dans le Bocage atlantique où les Ecureuils sont nombreux, nous avons pu observer l'activité d'un groupe d'individus. La figure 1 met en évidence la présence de deux périodes d'activité maximale, la principale au cours des premières heures de la matinée, la seconde, moins importante, avant le coucher du soleil ; mais on peut voir des animaux à toutes les heures de la journée. Par contre, aucune sortie n'a été observée pendant la nuit. SHORTEN (1954), étudiant en Angleterre l'activité de *Sciurus vulgaris* et d'une espèce américaine introduite, *Sciurus carolinensis*, a également noté que toute l'activité était concentrée au cours de la journée. L'auteur indique que l'activité maximale a lieu au lever du soleil mais a remarqué une brève phase active au moment de midi, puis un repos au cours de l'après-midi et un regain d'activité peu avant le coucher du soleil. Les résultats de SHORTEN s'accordent avec ceux de HICKS (1949) concernant une espèce américaine, *Sciurus niger*. Cet animal présente également une

Source : MNHN, Paris

activité diurne avec trois maxima ; l'un coïncide avec le lever du soleil, il y en a en général un autre dans le courant de la journée (sauf pendant les jours chauds du printemps et de l'été) et un dernier en fin d'après-midi.

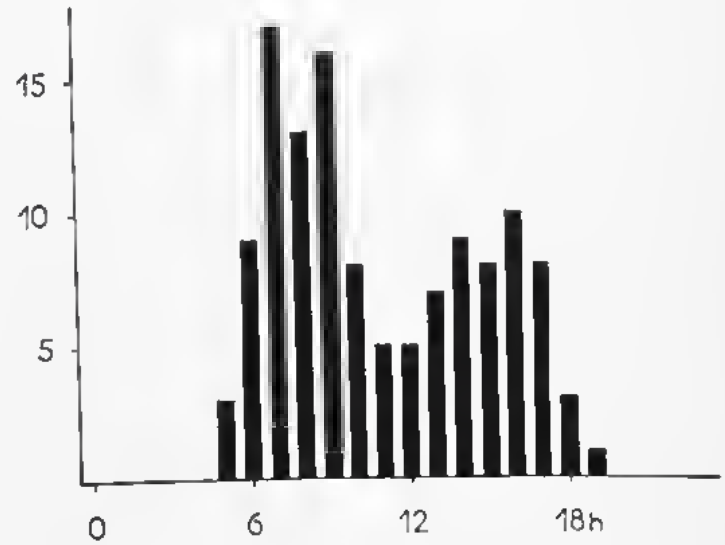

Fig. 1. — Activité de *Sciurus vulgaris* dans la nature.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées, nombre de sorties observées.

Par contre, l'existence de deux maxima d'activité seulement au cours du nycthémère a été trouvée chez deux autres Sciuridées : Hamilton (1939 *a*) a montré que *Tamiasciurus hudsonicus* manifeste deux pointes d'activité, une après le lever du soleil, l'autre avant son coucher. Ces résultats ont été confirmés par Layne (1954) qui a observé que, dans la nature, l'activité la plus intense apparaît dans les deux heures qui suivent le lever du soleil et avant le crépuscule. Ces auteurs n'ont pas observé d'activité nocturne. Chez un Ecureuil d'Afrique du Nord, *Atlantoxerus getulus*, l'activité pendant l'été est uniquement diurne (Saint Girons, 1953). La première pointe a lieu vers 9 heures du matin, la seconde vers 15 heures. Les animaux ne sont pas actifs pendant les heures chaudes du milieu du jour ni au cours de la nuit (fig. 2).

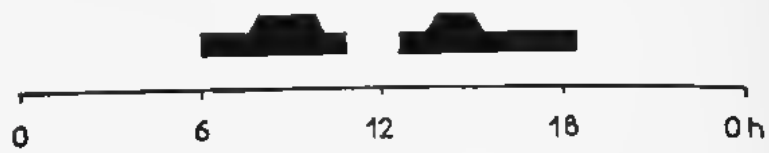

Fig. 2. — Représentation schématique de l'horaire d'*Atlantoxerus getulus*, dans la nature, en été.

Citellus, Marmota.

D'après Ivanov (1957), *Citellus pygmaeus* a deux pointes d'activité, une le matin, une seconde le soir.

Source : MNHN, Paris

On peut voir les Marmottes à toute heure de la journée hors de leurs terriers. Dans les Alpes, ZELENKA (1965) a observé que *Marmota marmota* quitte son terrier à l'aube et rentre au crépuscule. Les périodes de repos, à l'intérieur du terrier ou au soleil, alternent avec les périodes d'activité. On observe vers midi un repos relatif.

Glaucomys volans.

L'Ecureuil volant américain est au contraire nocturne en toutes saisons. Il commence à circuler peu après le coucher du soleil et reste actif pendant la période d'obscurité (DE COURSEY, 1960 *a*; GRAEFE, 1961).

Tamias striatus.

Cet Ecureuil américain est diurne, avec deux maxima, l'un à l'aube, le second dans l'après-midi (GRAEFE, 1961). Cet horaire rappelle celui des Ecureuils du genre *Sciurus*.

Gliridae

Glis glis.

HAINARD (1961) a observé en été, en montagne, un Loir actif dans un buisson de 9 heures à 14 heures. THOMSON (1952) note que, en Angleterre où il a été introduit, il peut parfois être observé dans le courant de la journée dans les maisons, les bois et les jardins (voir aussi KÖNIG, 1960). Cependant, les naturalistes s'accordent pour estimer que, dans les conditions naturelles, une activité diurne est exceptionnelle. Les Loirs sont actifs pendant la nuit.

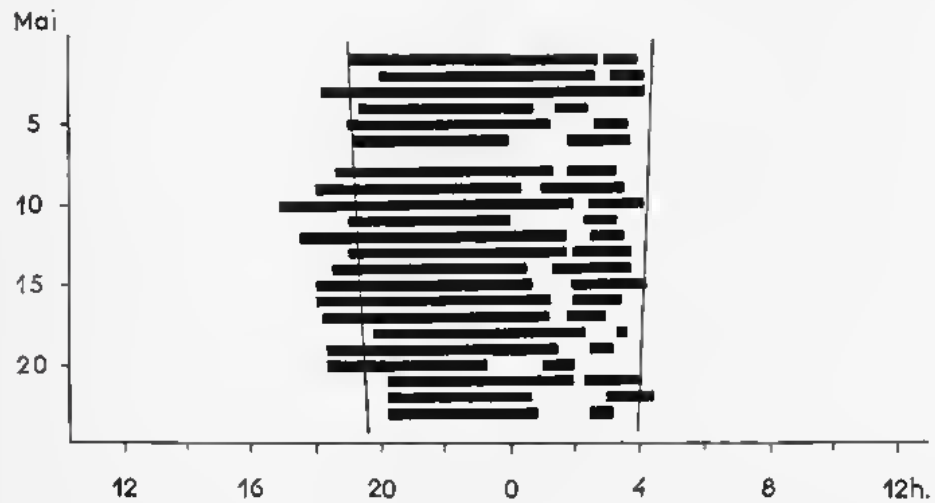

FIG. 3. — Actogrammes de *Glis glis* femelle, en mai, au laboratoire. Les lignes obliques figurent les heures du coucher et du lever du soleil.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées date.

Source : MNHN, Paris

Les observations au laboratoire le confirment (Ostermann, 1956 ; Saint Girons, 1959). Le maximum d'activité se situe au début de la période d'obscurité. L'étude de deux femelles en actographe a montré que, entre 19 heures et 2 heures, l'activité est presque continue. On observe ensuite un émiettement des phases actives. Celles-ci deviennent courtes et alternent avec des périodes de repos à l'intérieur de l'abri (fig. 3). A 7 heures, environ, les individus rentrent dans les refuges (Saint Girons, 1959). Une activité diurne, si elle est rare, n'est pas exceptionnelle au laboratoire. Ostermann (1956) l'a observée au printemps et en été. Nos observations ont confirmé les siennes. Au cours de l'hibernation, les réveils auraient lieu, d'après Ostermann (1956) dans la seconde moitié de la nuit. Chez le Loir, comme chez les autres Gliridés, nous avons enregistré des périodes spontanées d'activité débutant au contraire à la fin de l'après-midi ou au cours de la première moitié de la nuit.

Muscardinus avellanarius.

Wachtendorf (1951) a pu observer les sorties du nid chez plusieurs individus dans la nature. Elles s'effectuent vers 20 heures en juillet, 18 heures en septembre et octobre. Hainard (1961) indique que, parfois, on peut voir le Muscardin dans la journée.

En actographe, au laboratoire, Ostermann (1956) a confirmé que le Muscardin est nocturne. Nous avons pu garder un adulte pendant plusieurs semaines, au printemps. L'activité débute après le coucher du soleil (vers 20 heures au mois de mai) et se termine avant le jour (vers 3 heures). Cette période d'activité nocturne semble très régulière ; il existe aussi une faible activité diurne avec une période de repos nette vers 12 heures (fig. 4). On a l'impression que le rythme de l'activité de

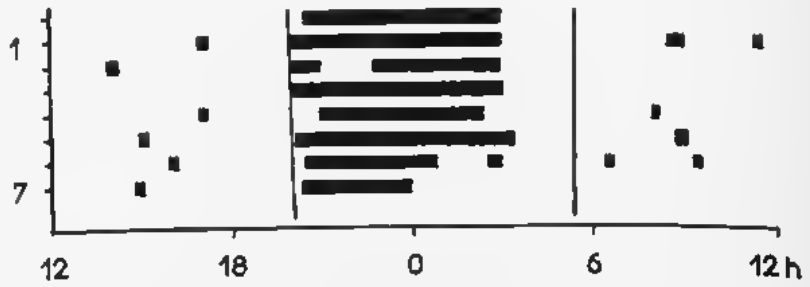

Fig. 4. — Actogrammes de *Muscardinus avellanarius*, en mai, au laboratoire. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

ce petit *Gliridae*, tout en restant régulier, est moins net que celui des autres espèces de la même famille. Chez le Muscardin, comme chez le Lérot, nous avons observé des périodes d'inactivité complète au cours de l'été (inédit).

Source : MNHN, Paris

Eliomys quercinus.

Les observations de Lérots dans la nature sont rares. Cette espèce est tout à fait nocturne. Nous n'avons observé qu'une seule fois une activité diurne chez un animal en montagne, encore était-ce peu avant le coucher du soleil. Les observations de HAINARD (1961) confirment

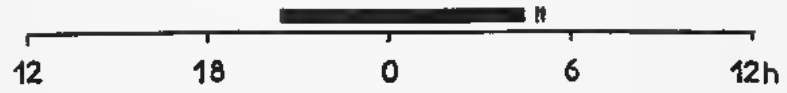

FIG. 5. — Actogramme d'*Eliomys quercinus* dans la nature, en mai (d'après les données de HAINARD, 1961).

les nôtres. Ce bon observateur n'a jamais vu de Lérots en activité dans la journée. La figure 5 indique, d'après les données de HAINARD, l'horaire d'un animal, dans la nature, au mois de mai. Cet horaire correspond tout à fait à celui que nous avions observé en actographe au laboratoire pendant le même mois de l'année (fig. 6).

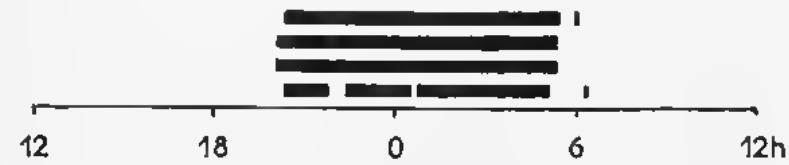

FIG. 6. — Actogrammes d'*Eliomys quercinus* femelle, au laboratoire, les 1, 2, 3 et 5 mai.

Les analyses de l'horaire du Lérot au laboratoire montrent que cet animal est nocturne avec un maximum d'activité au coucher du soleil

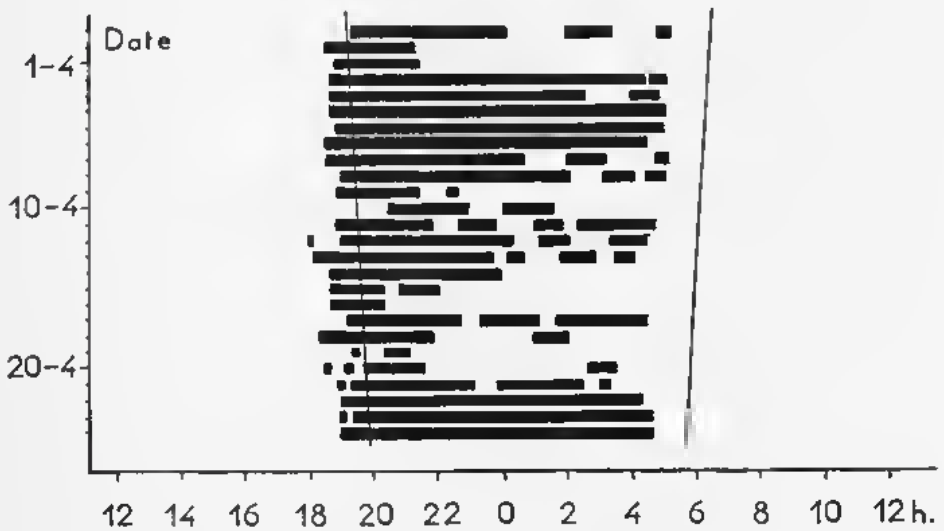

FIG. 7. — Actogrammes d'*Eliomys quercinus* femelle, au laboratoire en avril. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

Source : MNHN, Paris

(OSTERMANN, 1956 ; SAINT GIRONS, 1960 *a* et 1962). Cependant, une activité diurne irrégulière peut se manifester au printemps. Au cours de l'hiver, le Lérot hiberne comme tous les *Gliridae* européens, mais son sommeil est coupé de périodes d'activité spontanée. Les réveils ont lieu dans l'après-midi, les animaux rentrent dans leurs terriers avant minuit (SAINT GIRONS, 1965). Ils gardent donc, même après des périodes de sommeil prolongé, un horaire dont le « Zeitgeber » reste le coucher du soleil. La figure 7 indique, pour le mois d'avril, l'horaire de l'activité chez un Lérot femelle. Un phénomène qui n'a pas attiré, semble-t-il, l'attention des naturalistes, est celui des périodes d'inactivité totale associées à une hypothermie réversible au cours de l'été, chez des animaux adultes et dans de bonnes conditions. Des études récentes ont montré que, loin d'être exceptionnelles, ces périodes d'inactivité sont la règle (AMBID, 1964 ; GABE et coll., 1963).

Dryomys nitedula.

Dans la nature, le Lérotin est nocturne. ANGERMANN (1963) a étudié cette espèce en Europe orientale et remarqué que, en juin-juillet, le Lérotin quittait son nid entre 21 heures et 22 heures et rentrait à l'aube.

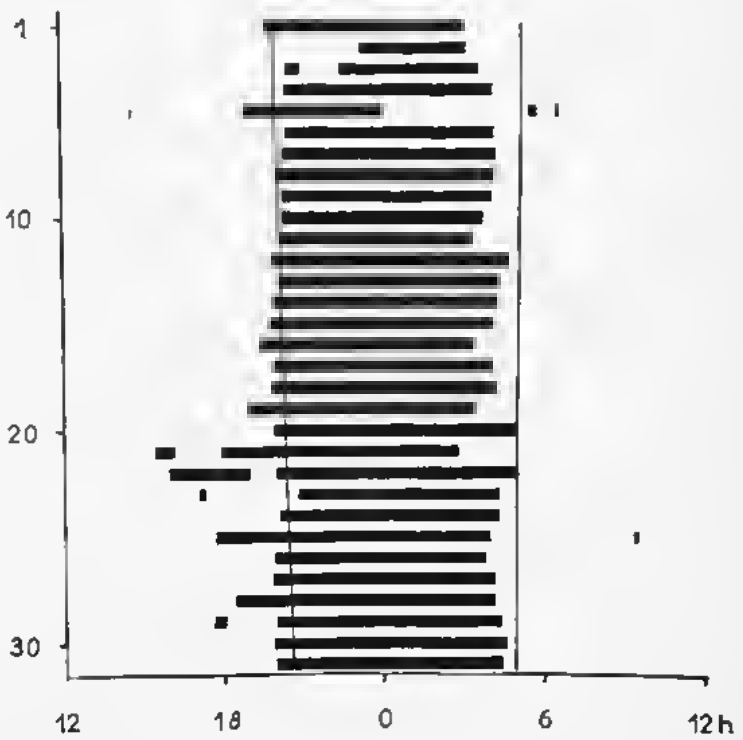

FIG. 8 — Actogrammes de *Dryomys nitedula*, au laboratoire, en mai. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

Source : MNHN, Paris

En Israël, Nevo et Amir (1961 et 1964) avaient fait les mêmes constatations mais notaient, en outre, quelques observations d'activité diurne.

En actographe au laboratoire, le Lérotin est un animal essentiellement nocturne (Saint Girons et Lenkiewicz, 1965). Il sort au coucher du soleil et rentre une heure environ avant l'aube (fig. 8). Le maximum d'activité se manifeste vers 22 heures, le minimum au cours des premières heures de la matinée. Au printemps, l'animal montre une certaine activité diurne suivant un horaire très fluctuant (voir également Kalabukhov, 1964). Comme le Lérot, le Lérotin se réveille au cours de l'hibernation ; ces périodes d'activité se manifestent la nuit mais débutent vers 17 heures en novembre, vers 16 heures en décembre, janvier et février. La liaison persiste donc avec le rythme solaire. En Israël, où le Lérotin ne tombe que très rarement en léthargie, Nevo et Amir (1964) ont noté que les brèves périodes d'hypothermie réversible de l'hiver se manifestent habituellement au cours de la journée.

Capromyidae

Myocastor coypus.

Wittkopf (1956) a montré que, chez le Ragondin, l'activité débute vers 5 heures et se termine vers 22 heures. Lomnicki (1957) a observé cette espèce dans des conditions de semi-liberté et a confirmé les observations précédentes de Wittkopf. Il existe en 24 heures un nombre variable de périodes actives, d'une durée totale de 5 heures (fig. 9).

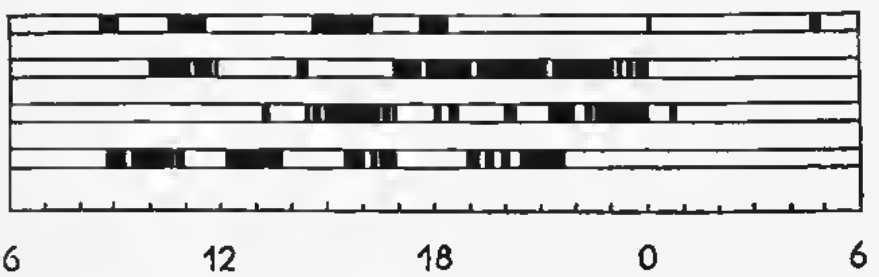

Fig. 9. — Actogrammes de *Myocastor coypus* en conditions naturelles (extrait de Lomnicki, 1957).

Cricetidae

Peromyscus, Reithrodontomys.

M. S. Johnson (1926) et Belmey (1936) ont constaté une activité surtout nocturne chez *Peromyscus leucopus* et *Peromyscus maniculatus*. *Peromyscus leucopus* manifeste une certaine activité diurne lorsque le sol de la cage est recouvert d'une importante quantité de neige ou encore

Source : MNHN, Paris

quand la nourriture est insuffisante. O. P. Pearson (1959), dans la nature, n'a enregistré que pendant la nuit des passages de *Peromyscus truei* et *Peromyscus maniculatus* devant des caméras placées le long des « passées ».

Par cette même méthode, O. P. Pearson (1959, 1960 *b*) a noté la répartition horaire de 1 753 passages de *Reithrodontomys megalotis*. L'espèce est crépusculaire et nocturne.

Sigmodon hispidus.

Les auteurs américains ne sont pas d'accord en ce qui concerne l'activité de cette espèce. Calhoun (1945 *b*), rapportant les observations dans la nature de ses prédécesseurs, écrit que *Sigmodon hispidus* passe pour strictement diurne dans l'état de Panama, diurne et nocturne au Texas, crépusculaire en Géorgie. Calhoun a capturé des individus dans la partie septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce et les a placés en actographes. Trois formes de l'activité ont été étudiées :

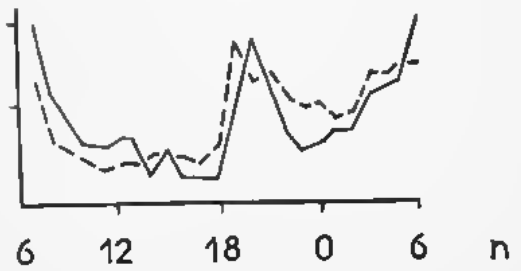

Fig. 10. — Schéma de l'activité de *Sigmodon hispidus* mâle. En traits pleins : activité dans un tourniquet ; en traits discontinus : activité à l'emplacement de nourriture. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : index d'activité (extrait de Calhoun, 1945*b*).

l'activité locomotrice spontanée à l'aide d'un tourniquet, l'activité sur le lieu de nourriture, les mouvements à l'intérieur de l'abri. Dans ces conditions, les animaux sont nocturnes. Le premier maximum se manifeste peu après le coucher du soleil, il est suivi d'un repos vers minuit et d'une seconde pointe à l'aube. L'activité à l'emplacement de nourriture précède, dans la plupart des cas, l'activité dans le tourniquet (fig. 10).

Cricetus cricetus.

Des observations au laboratoire nous ont montré que le Hamster gris est un animal crépusculaire et nocturne mais une activité diurne, particulièrement au printemps, n'est pas exceptionnelle. Comme les *Gliridae*, il s'endort pendant l'hiver mais entrecoupe sa léthargie de périodes d'activité qui ont lieu pendant la nuit.

Source : MNHN, Paris

Lemmus lemmus.

MYLLYMÄKI et ses collaborateurs (1962) ont pu observer, dans le nord de la Scandinavie, des Lemmings traversant un cours d'eau lors d'une migration. Aucun individu n'a été vu durant la journée. Les passages se sont tous effectués entre 21 heures et 5 heures du matin, avec un maximum vers minuit. Pourtant, pendant les pullulations, on observe des animaux dans la journée.

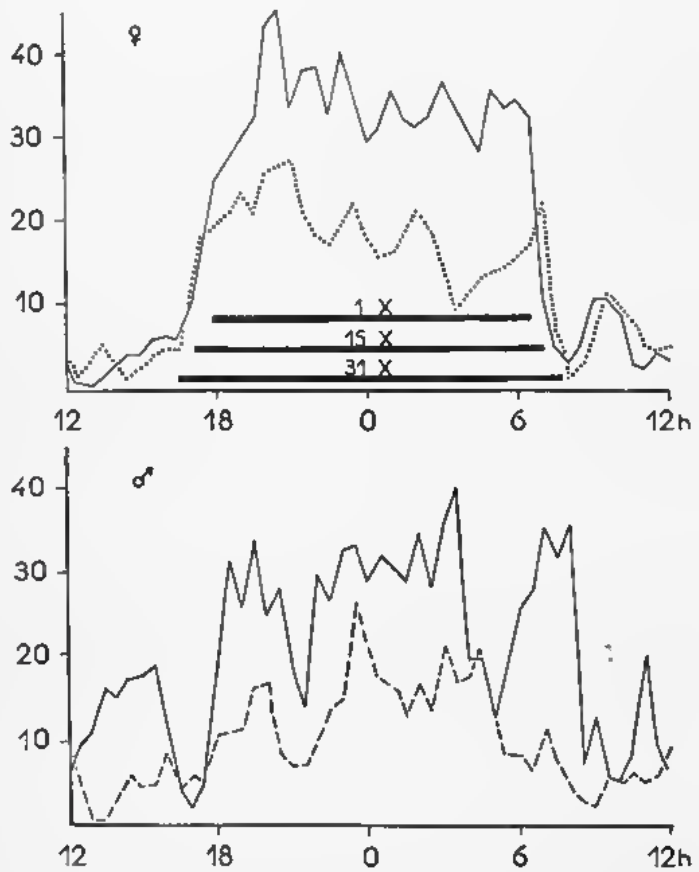

FIG. 11. — Schéma de l'activité de *Lemmus lemmus*, mâle et femelle, au laboratoire, en conditions lumineuses normales. En traits pleins : pendant la première quinzaine d'octobre ; en traits discontinus : pendant la seconde quinzaine de ce mois. Les traits horizontaux indiquent les heures d'obscurité à Helsinki aux dates considérées (d'après HEINANEN, extrait de MYLLYMÄKI et coll., 1962).

Les observations au laboratoire par les mêmes auteurs coïncident parfaitement avec celles faites dans la nature. En captivité, les Lemmings sont principalement nocturnes avec une pointe d'activité très nette au coucher du soleil et un repos au cours de la journée, mais une activité diurne n'est pas exceptionnelle (fig. 11).

Source : MNHN, Paris

Clethrionomys glareolus.

Des recherches dans la nature (L. E. Brown, 1956 ; Curry-Lindahl, 1959) ont montré que le Campagnol roussâtre était plus diurne que nocturne. Mais au cours de piégeages systématiques en Bretagne, il nous est rarement arrivé de capturer des Campagnols dans la journée. Cependant, en Europe centrale (Moravie méridionale), nous avons vu à plusieurs reprises, en juin, des Campagnols roussâtres en activité pendant le jour. Dans la région de Bialowieza, en été, l'activité diurne est importante. Cependant, au mois d'août, les Campagnols roussâtres sont principalement nocturnes (Buchalczyk, 1961).

Des études en actographe (Durup et Saint Girons, 1958 ; Saint Girons, 1960 *b* et 1961 ; Saint Girons et Durup, 1962) nous ont montré que les Campagnols roussâtres sont principalement mais non exclusivement nocturnes. La tendance à une activité diurne est plus forte au printemps qu'à n'importe quelle autre saison de l'année et les femelles sont nettement plus diurnes que les mâles. Nos observations sont en accord avec celles de Millen (1955) et de A. M. Pearson (1962). Par contre,

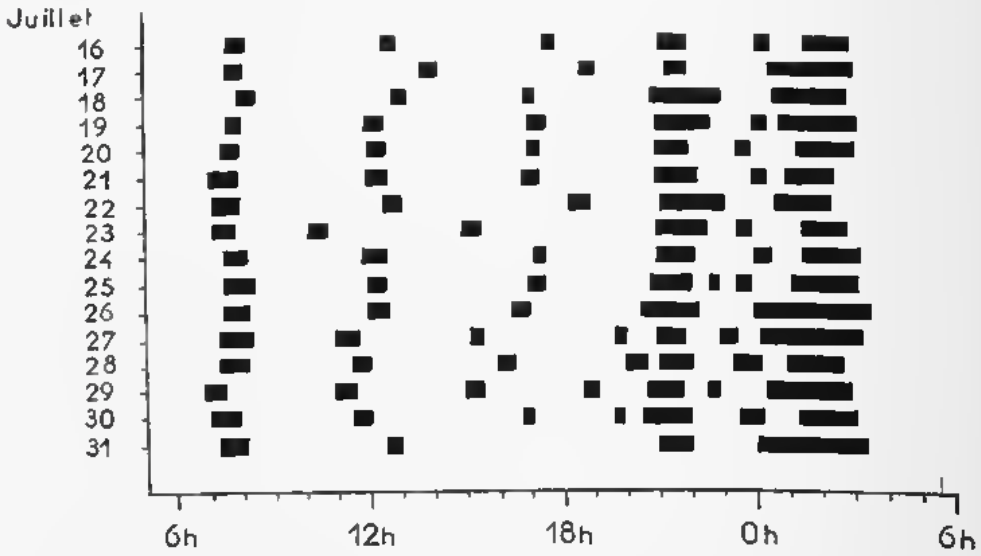

Fig. 12. — Actogrammes de *Clethrionomys glareolus* mâle en juillet, au laboratoire. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

Ostermann (1956) a observé que c'est au cours de l'hiver que les Campagnols roussâtres sont les plus diurnes, tandis que leur activité au cours de l'été est principalement nocturne. Il est possible que des conditions différentes d'expérience expliquent ces contradictions. Kowalski (1949) a également noté en actographe la prédominance d'une activité nocturne (63% environ). Quoiqu'il en soit, les auteurs sont d'accord pour mettre en évidence l'existence de deux périodes principales de l'activité en relation avec les heures du coucher et du lever du soleil. La figure 12 montre, pour le mois de juillet, la répartition de l'activité chez un mâle

Source : MNHN, Paris

en actographe. L'actogramme du Campagnol roussâtre, comme celui de la plupart des micro-Mammifères, est la résultante de deux phénomènes : le rythme nycthéméral lié aux variations des heures du lever et du coucher du soleil et un rythme à court terme. Celui-ci a été également mis en évidence par KOWALSKI (1949). Les problèmes relatifs aux rythmes à court terme seront évoqués plus en détail ci-dessous (p. 170).

Clethrionomys rufocanus.

Il est intéressant de comparer l'activité du Campagnol roussâtre et celle du Campagnol de Sundevall. La localisation de cette dernière espèce dans les hautes latitudes l'expose à des conditions de luminosité continue (été) ou d'obscurité constante (hiver) séparées par des périodes intermédiaires où les heures du lever et du coucher du soleil varient très rapidement. Ces conditions ne peuvent être réalisées qu'expérimentalement chez les espèces plus méridionales. Les travaux de PEIPONEN (1962) montrent qu'en juillet et septembre, dans des conditions de semi-liberté, les animaux sont actifs aussi bien de jour que de nuit.

Cet auteur a pu suivre les modifications saisonnières de l'activité chez des individus en actographes soumis à des longueurs d'éclairement analogues à celles du plein air. En juin, juillet et août, les individus sont actifs de jour et de nuit. En lumière continue, il ne semble pas s'établir

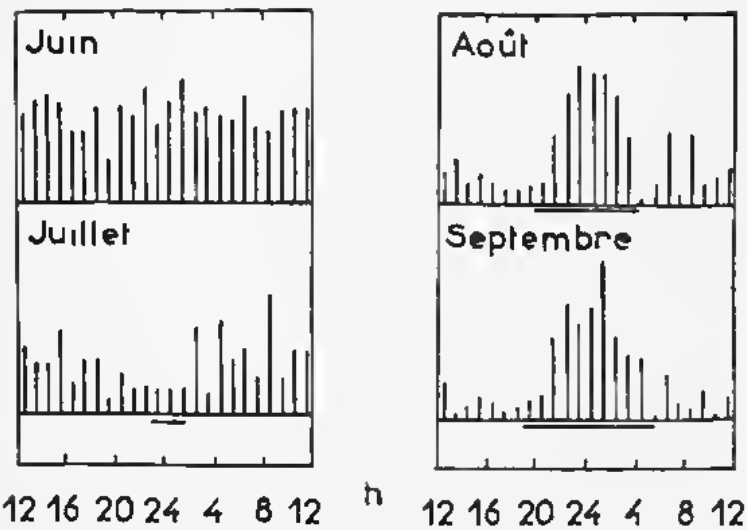

FIG. 13. — Activité de *Clethrionomys rufocanus* au laboratoire. Les heures d'obscurité sont indiquées par des traits horizontaux (extrait de PEIPONEN, 1962).

de rythme de 24 heures net. Il faut attendre le début d'août pour que s'installe un rythme circadien tranché. Les animaux présentent un maximum d'activité vers 2 heures (fin de la période obscure), un second vers 8 heures. Au cours du mois d'août, le rythme devient de plus en

Source : MNHN, Paris

plus net. L'activité est maximale pendant la nuit. La seconde pointe de 8 heures du matin s'émousse. L'heure du maximum d'activité tend à avancer et se situe sensiblement au milieu de la période nocturne. Dans la première moitié de septembre, les animaux sont presque uniquement nocturnes. On peut donc conclure des études de PEIPONEN que les Campagnols de Sundevall ont une activité de préférence nocturne dans les conditions d'alternance du jour et de la nuit (L. D.) et que, en lumière continue, leur rythme est profondément perturbé (fig. 13).

Arvicola terrestris.

Ce Campagnol est actif de jour et de nuit. VAN WIJNGAARDEN (1954), étudiant cette espèce en Hollande, a remarqué que les sorties sont fréquentes surtout dans la soirée entre 16 heures et 21 heures. D'après les données de cet auteur, on trouve :

de 21 h à 4 h :	7,2%	des animaux en activité
de 4 h à 9 h :	17,6%	» » » »
de 9 h à 16 h :	37,9%	» » » »
de 16 h à 21 h :	43,1%	» » » »

Ces données montrent que, bien que pouvant être actifs de jour comme de nuit, les Campagnols ont un rythme circadien net et sont principalement diurnes. BERNARD (1959), en Belgique, signale qu'*Arvicola terrestris terrestris* est actif de jour comme de nuit tandis qu'*Arvicola terrestris shermann* est uniquement nocturne.

Arvicola sapidus.

Le Campagnol aquatique peut également être observé de jour comme de nuit. En Bretagne, il est plutôt diurne. Pas très actifs au lever du soleil, sauf en été, les animaux ont deux périodes d'activité assez nettement marquées, l'une à la fin de la matinée, l'autre dans la première moitié de l'après-midi. Pendant les heures chaudes du milieu du jour, en été, la plupart des animaux sont dans leurs terriers. L'activité est importante dans l'après-midi ; au crépuscule, presque tous les individus ont disparu. D'après nos observations, on trouve :

de 4 h à 9 h :	22 %	d'animaux en activité
de 9 h à 16 h :	58,5%	» » »
de 16 h à 21 h :	34,5%	» » »

Dans la nature, nous n'avons observé que rarement les Campagnols aquatiques en activité pendant la nuit mais des appâts placés le soir à l'entrée des terriers avaient le plus souvent disparu le lendemain matin (inédit).

Source : MNHN, Paris

Ondatra zibethicus.

Les données concernant cette espèce sont peu nombreuses. Cependant DARCHEN (1964) a publié quelques observations sur le rythme de l'activité du Rat musqué en semi-liberté. Cet animal est principalement nocturne. Son rythme présente un caractère bimodal avec deux maxima d'activité, l'un au coucher, l'autre au lever du soleil. Au cours de la journée, l'activité est très faible. Nous avons, à deux reprises, observé des Rats musqués en activité dans la nature à la fin de l'après-midi.

Microtus güntheri.

Le rythme de l'activité de ce Rongeur des régions sèches a été étudié par BODENHEIMER (1956). Il est principalement nocturne, mais des sorties dans la journée ne sont pas exceptionnelles. Le maximum d'activité se situe au coucher du soleil.

Microtus arvalis.

Le rythme circadien de l'activité du Campagnol des champs se rapproche beaucoup de celui du Campagnol roussâtre. Dans la nature, les Campagnols des champs sont actifs de jour comme de nuit mais avec un maximum d'activité nocturne.

Les facilités d'élevage de cette espèce ont permis à DURUP (1956 *a* et *b*) et à OSTERMANN (1956) de montrer que le rythme d'activité est polyphasique. Comme chez le Campagnol roussâtre, OSTERMANN constate que l'activité diurne est nettement plus élevée en hiver et que, pendant cette saison, les individus sont plutôt diurnes. Les travaux de DURUP ne le montrent pas. Ce dernier a noté que le nombre de phases (activité-repos) est de 8 à 10 par nycthémère au cours des 4 premiers mois de l'année. La phase la plus constante en horaire et durée est celle qui suit le lever du soleil. Au printemps, le nombre des phases diminue.

Microtus agrestis.

Le rythme de l'activité du Campagnol agreste est peu différent de celui du Campagnol des champs. L. E. BROWN (1956) a observé que, dans la nature, ce Campagnol est actif de jour comme de nuit. Dans nos piégeages en Bretagne, nous n'avons jamais capturé cette espèce pendant la journée.

DAVIS (1933) a montré qu'au laboratoire, cet animal est surtout nocturne. Il existe deux pointes principales d'activité, l'une au coucher, l'autre au lever du soleil (fig. 14). Le rythme est polyphasique. ERKINARO (1961) a poursuivi chez cette espèce un travail fort intéressant puisque les animaux dont il enregistrait l'activité étaient exposés aux variations normales de la lumière à Helsinki. Il a mis en évidence des fluctuations profondes du schéma de l'activité suivant les saisons. Les animaux sont

Source : MNHN, Paris

actifs de jour et de nuit comme dans les latitudes plus méridionales, mais le schéma de l'activité s'inverse complètement au cours de l'année. Le maximum se manifeste pendant l'après-midi en janvier, tôt dans la matinée en mai-juin. Le minimum d'activité est situé dans les premières

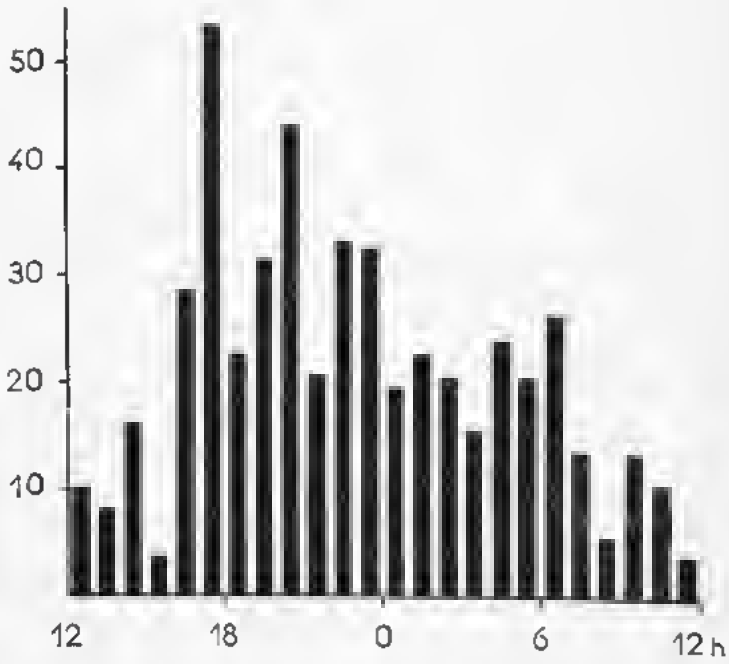

Fig. 14. — Durée moyenne, par heures, de l'activité de 12 individus de *Microtus agrestis*, en lumière normale, du 15 au 26 novembre.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : durée moyenne en minutes (d'après les données de Davis, 1933).

heures de la matinée en janvier, à la fin de l'après-midi en mai-juin. La répartition de l'activité est bimodale (bigéminisme) seulement en mars, avril, septembre et novembre, sans que le phénomène soit jamais très apparent.

Les observations faites aux Etats-Unis chez les Campagnols du genre *Microtus* montrent que ces animaux ont, dans la nature comme en actographe, un rythme voisin de celui des Campagnols européens. Ils sont diurnes et nocturnes avec un maximum d'activité au crépuscule (Hatfield, 1935 ; Hamilton, 1937 ; Calhoun, 1945 *b* ; O. P. Pearson, 1959 et 1960 *a*). Nous empruntons

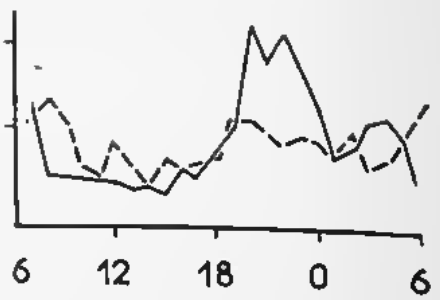

Fig. 15. — Schéma de l'activité de *Microtus ochrogaster* mâle. En traits pleins, activité dans un tourniquet ; en traits discontinus : activité à l'emplacement de nourriture.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : indice d'activité (extrait de Calhoun, 1945*b*).

Source : MNHN, Paris

la figure 15 au travail que CALHOUN (1945 *b*) a consacré à *Microtus ochrogaster*. Chez *Microtus californicus*, 6 077 observations, en toutes saisons, montrent que ce Campagnol est diurne et nocturne (O.P. PEARSON, 1960 *a*). Une analyse saisonnière des résultats montre que, si les individus sont actifs de jour comme de nuit en automne, en hiver et au printemps, la plus grande partie de l'activité est concentrée, au cours de l'été, dans les 4 heures qui suivent le lever du soleil. Il existe en outre en cette saison des maxima secondaires peu avant le crépuscule et au milieu de la nuit.

Pitymys subterraneus.

Le Campagnol souterrain est un animal nocturne. D'après SMIRNOV (1962), rapporté par GEBCZYNSKI (1964), 75,47% de l'activité se manifeste pendant la nuit.

Meriones shawi.

L'activité de cette espèce a été étudiée par BODENHEIMER (1949-1956). Les individus sont nocturnes, avec un maximum d'activité au coucher du soleil, un second, moins accentué, à l'aube. Il existe des variations saisonnières. Une activité diurne importante se manifeste en hiver. En été, les individus sont uniquement nocturnes. Le printemps

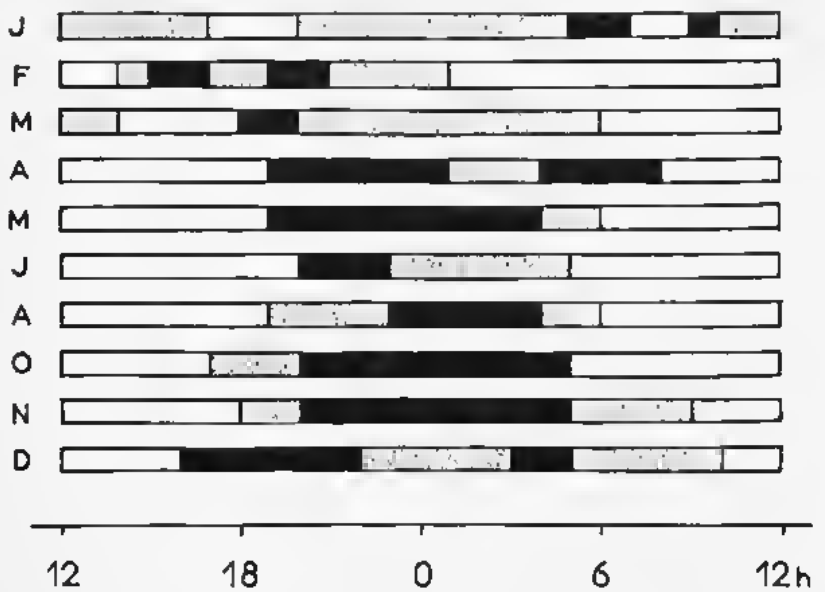

FIG. 16. — Schéma des variations saisonnières de l'activité chez *Meriones shawi* (extrait de BODENHEIMER, 1956).

et l'automne sont des périodes de transition (fig. 16). Dans la nature, PETTER (1961) a remarqué que les Mériones des régions sèches *(Meriones*

Source : MNHN, Paris

libycus, Meriones shawi et *Meriones vinogradovi)* sont surtout nocturnes mais peuvent également être vues dans la journée. Par contre, *Meriones crassus* et *Meriones persicus* n'apparaissent qu'au crépuscule (1).

Spalacidae

Spalax leucodon.

Un article récent (Hamar et coll., 1964) donne quelques renseignements sur l'activité de cette espèce dans la nature et au laboratoire. Les animaux sont actifs de jour comme de nuit, montrant une activité polyphasique et arythmique qui n'est pas sans rappeler celle observée chez *Talpa europaea.* Les auteurs estiment que la nécessité pour l'animal de consommer une grande quantité de nourriture peut déterminer cette forme apériodique de l'activité.

Muridae

Micromys minutus.

Des observations dans la nature montrent que le Rat des moissons est actif de jour et de nuit. En terrarium, pour peu qu'il soit bien nourri et dispose d'un espace suffisamment grand, il est uniquement nocturne,

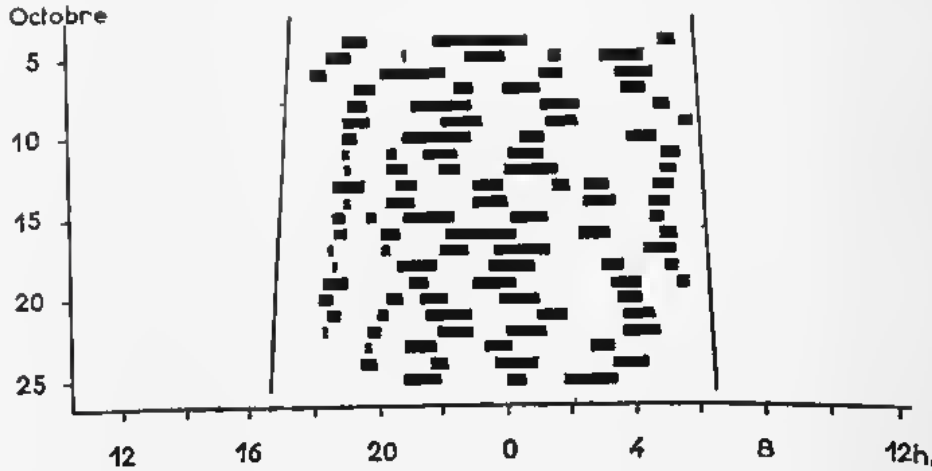

Fig. 17. — Actogrammes de *Micromys minutus*, mâle, au laboratoire, en octobre. Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

(1) On trouve dans le travail que Petter (1961) a consacré aux Rongeurs désertiques quelques notes sur l'horaire de différentes espèces dans les régions chaudes et sèches. Les Rongeurs ne sont pas tous nocturnes et ceux qui se nourrissent des parties vertes des plantes sont volontiers diurnes et nocturnes. Nous ne disposons pas de données personnelles concernant l'activité des Mammifères sahariens. Les problèmes qui les concernent étant très différents de ceux de la région tempérée, nous renvoyons à l'étude de Petter où l'auteur a résumé ses observations concernant l'activité.

Source : MNHN, Paris

au moins en octobre (SAINT GIRONS, 1959). Il quitte son abri nettement après le coucher du soleil et présente au cours de la nuit 5 bouffées d'activité d'une durée de 45 minutes environ. Il existe deux maxima d'intensité, l'un peu avant minuit, le second, plus faible, vers 5 heures du matin. La rentrée s'effectue à l'aube (fig. 17).

Apodemus sylvaticus.

Le Mulot gris est un animal nocturne dont l'activité dans la nature a été étudiée en particulier par ELTON et coll. (1931) et par L. E. BROWN (1956). En France, il est exceptionnel de capturer cette espèce pendant le jour. Cependant, dans la région méditerranéenne et en montagne, nous avons parfois observé en été des animaux circulant dans la journée. Une brève note d'HOLIŠOVA (1961) rend compte de l'activité d'une femelle en lactation, dans la nature. Au cours de 43 heures consécutives d'observation, du 29 au 31 juillet, en Tchécoslovaquie, l'auteur a observé seulement 2 sorties du terrier par 24 heures : une longue débutant avant le coucher du soleil, une brève à l'aube. Aucune activité diurne à l'extérieur de l'abri n'a été notée (fig. 18).

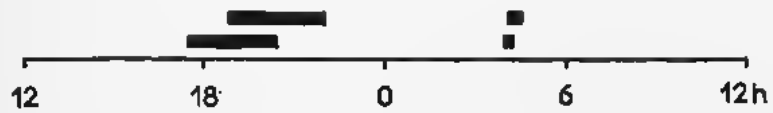

FIG. 18. — Actogrammes d'une femelle en lactation d'*Apodemus sylvaticus*, dans la nature, en juillet (extrait de HOLIŠOVA, 1961).

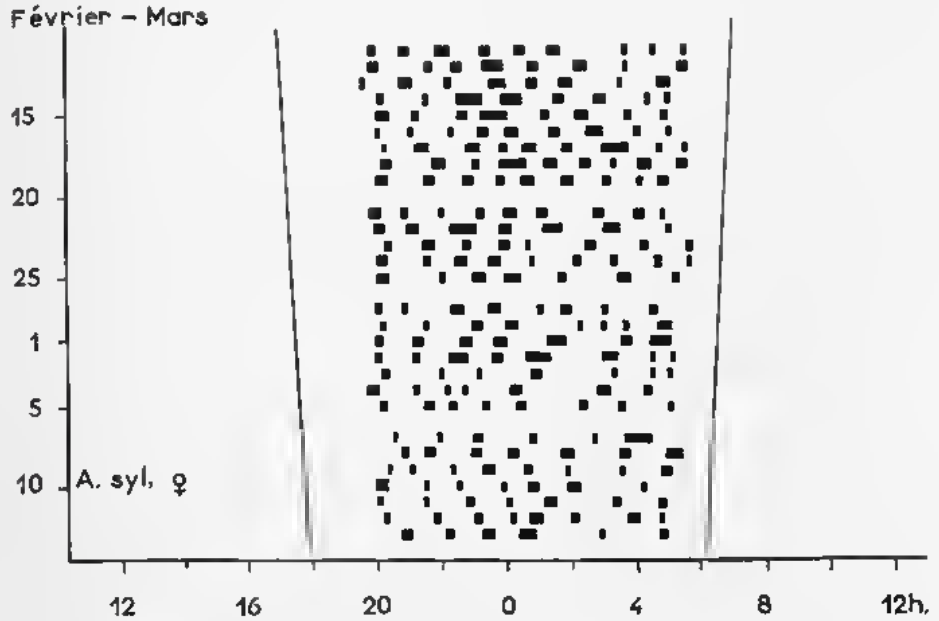

FIG. 19. — Actogrammes d'*Apodemus sylvaticus* femelle au laboratoire, en février-mars. Abscisses : temps en heures; ordonnées : date.

Source : MNHN, Paris

Les recherches au laboratoire ont confirmé les observations dans la nature (Miller, 1955 ; Ostermann, 1956 ; Zollhauser, 1958 ; Saint Girons, 1959). Le caractère bimodal de l'activité n'apparaît pas de façon très nette dans les actogrammes. Le maximum se manifeste peu après le coucher du soleil. L'activité est ensuite polyphasique. Les individus rentrent dans leurs abris avant le lever du soleil (fig. 19 et 23).

Apodemus flavicollis.

Le Mulot fauve est une espèce très proche de la précédente. Les caractéristiques fondamentales de son rythme d'activité sont voisines. Le Mulot fauve est également nocturne (Buchalczyk, 1964) et son activité est polyphasique. Kalabukhov (1939) signale que, dans des conditions normales, les rythmes des deux espèces sont presque iden-

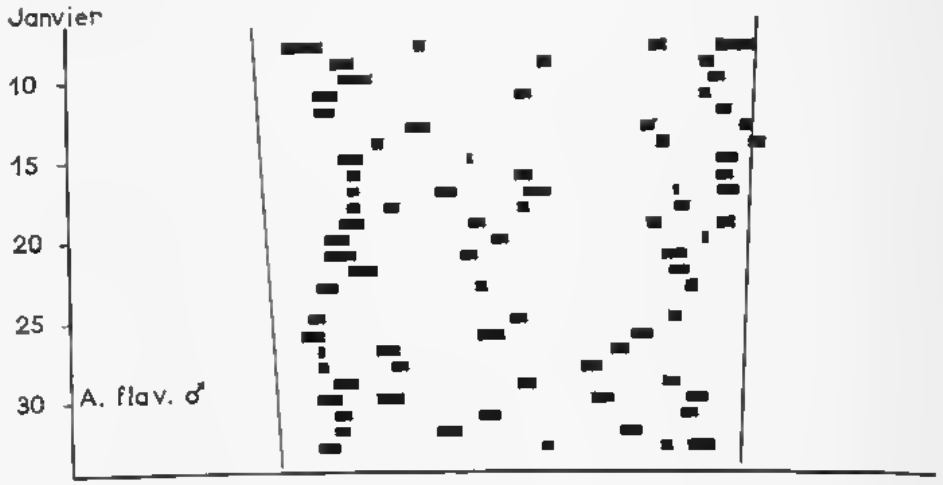

Fig. 20. — Actogrammes d'*Apodemus flavicollis* mâle, au laboratoire, en janvier ; cf. fig. 19.

tiques. Ostermann (1956) n'a pas, lui non plus, trouvé de différences essentielles. Un mâle conservé en actographe en hiver et au printemps a montré un rythme polyphasique avec un maximum d'activité après le coucher du soleil (Saint Girons, 1959) (fig. 20).

Apodemus agrarius est également nocturne (Smirnov, 1960, *in* Grodzinski, 1963).

Lemniscomys barbarus.

Le Rat rayé d'Afrique du Nord est une des rares espèces de Muridés dont l'activité est plutôt diurne. Nous l'avons fréquemment observé dans la nature. Au laboratoire, l'activité est polyphasique, suivant un horaire régulier (Lenkiéwicz et Saint Girons, 1964). Il y a trois périodes actives par nycthémère : la première débute en général 3 heures avant le coucher du soleil, sa durée est de 4 heures environ ; la seconde phase active, nettement plus irrégulière, dure un peu plus de 2 heures et se

Source : MNHN, Paris

manifeste vers minuit ; la troisième ne semble pas liée à l'horaire du lever du soleil, elle dure 3 heures environ et s'effectue dans la matinée.

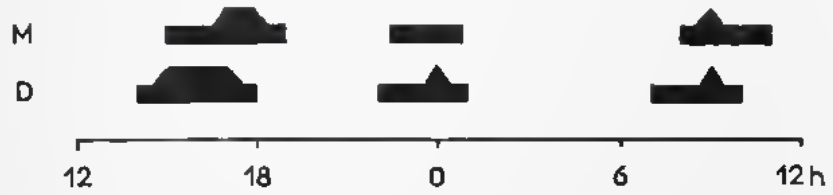

FIG. 21. — Représentation schématique de l'activité de *Lemniscomys barbarus* au laboratoire, en mars (M) et en décembre (D).

L'horaire change suivant les saisons, la phase d'activité nocturne semble beaucoup plus régulière en hiver. Quand les nuits sont courtes, l'activité nocturne est faible. Les actogrammes suggèrent l'existence d'un rythme à court terme d'une durée voisine de 8 heures (fig. 21).

Rattus norvegicus.

Nous ne rendons compte ici que des observations qui ont été faites dans la nature ou en semi-liberté. Le Rat albinos est l'animal de laboratoire qui a permis d'étudier l'influence des différents facteurs du milieu sur l'intensité et l'horaire de l'activité locomotrice. Mais souvent les physiologistes ont un peu perdu de vue l'animal pour n'envisager que le « problème » et leurs observations ne tiennent pas compte du genre de vie des animaux dans la nature (voir les travaux de SLONAKER, SZYMANSKI, RICHTER, SHIRLEY, BROWMAN) (1). Le Surmulot est un

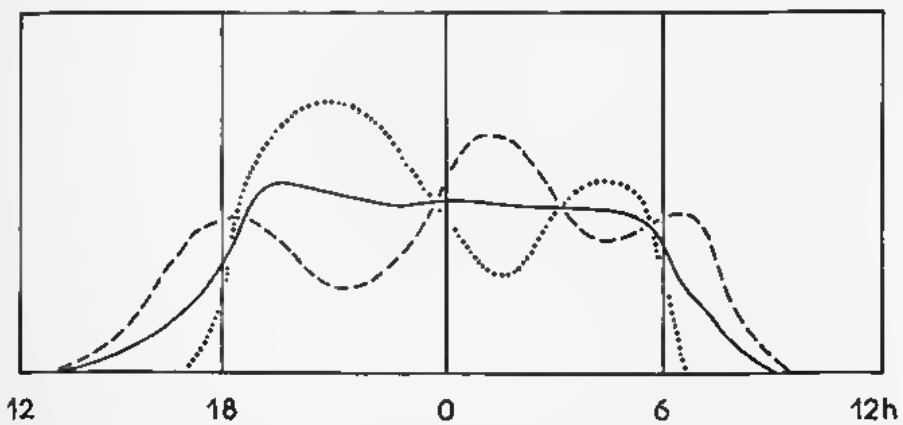

FIG. 22. — Représentation schématique de l'activité de *Rattus norvegicus*. En traits pleins : rythme moyen ; en traits discontinus : rythme des individus de rang social inférieur ; en pointillé : rythme des individus de rang social élevé (extrait de CALHOUN, 1963).

(1) Dans le volume que MUNN (1950) a consacré à la psychologie du Rat de laboratoire, un chapitre (pp. 52-83) traite des problèmes liés à l'activité locomotrice. Ce volume se termine par une importante bibliographie.

Source : MNHN, Paris

animal nocturne dont l'activité débute au coucher du soleil (Calhoun, 1945-1946-1963 ; Chitty et Southern, 1954). En liberté, les individus ont un rythme nettement bimodal (Calhoun, 1963). D'après cet auteur, il existe deux pointes d'activité, la principale peu après le coucher du soleil, la seconde, nettement moins importante, avant le lever du soleil (fig. 22).

Mus musculus.

Les Souris sont des animaux crépusculaires et nocturnes. D'après Southern (1955), les Souris ont un rythme de nourriture bien marqué avec un seul maximum diurne, avant le crépuscule et un autre, juste après l'aube mais la principale pointe d'activité apparaît 4 heures environ après la tombée de la nuit. Zollhauser (1958) a étudié les rythmes de l'activité chez *Mus musculus* capturé dans la nature et, conjointement, chez la mutation albinos. Chez les deux formes, l'activité est

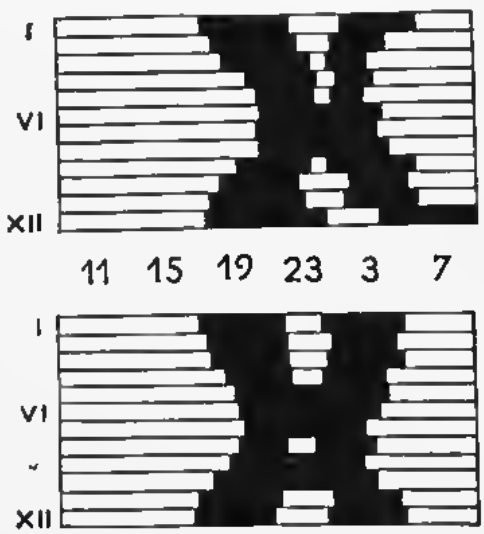

Fig. 23. — Actogrammes annuels schématiques de *Apodemus sylvaticus* (en haut) et de *Mus musculus* (en bas).
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : mois (extrait de Zollhauser, 1958).

principalement nocturne. Après une importante phase active au coucher du soleil, les animaux montrent une phase de repos relatif puis une seconde phase active à l'aube (fig. 23). L'horaire de la forme albinos est beaucoup moins régulier ainsi que le montrent les actogrammes schématiques publiés par l'auteur. On trouve dans les travaux de Nothdurft et de ses collaborateurs de nombreux renseignements concernant l'activité des Souris au laboratoire (voir également Wolf, 1930).

Source : MNHN, Paris

INSECTIVORES

Si les observations aussi bien dans la nature qu'en captivité sont relativement nombreuses en ce qui concerne les Rongeurs, il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit des Insectivores. Ceux-ci supportent mal la captivité et ont besoin de nourriture fraîche à intervalles rapprochés. Les conditions expérimentales ne sont pas standardisées et les résultats des divers auteurs ne concordent pas toujours. Nous pensons que, d'une part les rythmes de l'activité des petits Insectivores sont extrêmement plastiques (adaptations rapides aux conditions écologiques) et que, d'autre part, les schémas fondamentaux intrinsèques sont souvent masqués par des rythmes métaboliques généralement à très court terme. Chez la plupart des espèces étudiées dans de bonnes conditions, les observateurs ont mis en évidence un rythme circadien de l'activité présentant un maximum nocturne. Ce phénomène n'a pu être observé chez les très petites espèces mais des mesures plus précises permettraient peut-être de le mettre en évidence.

Erinaceidae

Erinaceus europaeus.

Dans la nature, comme en captivité, le Hérisson est nocturne (HERTER, 1934). D'après cet auteur, le Hérisson manifeste trois périodes principales d'activité : de 18 à 20 h 30 (la plus intense), de 0 h 30 à 2 h 30 et de 4 h à 5 h 30 au cours desquelles l'activité est plus réduite (fig. 24).

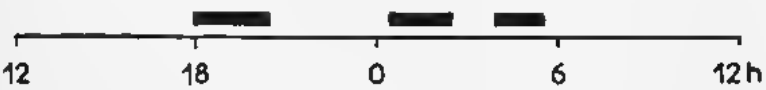

FIG. 24. — Représentation schématique de l'activité d'*Erinaceus europaeus*, (d'après les données de HERTER, 1934).

Dans l'ouest de la France, l'activité peut se prolonger dans les premières heures de la matinée. L'activité diurne est exceptionnelle. Cependant, nous avons pu observer des individus dans la matinée au mois de novembre, occupés à préparer leurs refuges d'hibernation. En hiver, on peut parfois rencontrer des Hérissons circulant de jour. Il s'agit souvent d'individus réveillés par une période de froid vif, ou dérangés dans leurs abris d'hivernage. Pendant le sommeil hivernal, le Hérisson présente, en captivité, des périodes actives qui se situent toujours au cours de la nuit.

Source : MNHN, Paris

Soricidae

Sorex araneus.

On peut observer des Musaraignes dans la nature aussi bien de jour que de nuit. Au cours des piégeages, il n'est pas rare de capturer ces micro-Insectivores pendant la journée mais les prises sont beaucoup plus nombreuses durant les heures qui suivent immédiatement le coucher du soleil. Millais (1901) a noté, en Angleterre, l'existence d'une activité diurne chez *Sorex araneus*. Hainard (1961) écrit qu'on entend cette Musaraigne de jour comme de nuit. Curry-Lindahl (1959) indique que, en Suède, la Musaraigne est sourtout capturée la nuit. Jansky et Hanak (1960) ont fait la même observation dans le sud de la Bohème où, sauf au printemps, *Sorex araneus* est beaucoup plus nocturne (maximum d'activité vers 19 h) que diurne. De même, chez une espèce américaine, *Sorex ornatus*, O. P. Pearson (1959) a observé dans la nature une activité presque uniquement nocturne avec un maximum au coucher du soleil.

L'activité en actographe au laboratoire est surtout connue par les travaux de Crowcroft (1952, 1954, 1957). En captivité, les Musaraignes présentent un rythme bimodal de l'activité avec un maximum au crépuscule et un maximum secondaire dans la matinée. Dans le courant de l'après-midi, l'activité est faible mais non nulle. Elle est de type polyphasique.

Sorex minutus.

Le cycle d'activité de la Musaraigne pygmée est très voisin de celui de la Musaraigne commune. Les animaux sont actifs de jour et de nuit. En montagne (Pyrénées centrales), au cours de l'été, nous avons capturé autant d'individus de cette espèce au cours des dernières heures de l'après-midi que pendant la nuit. Curry-Lindahl (1959), en Suède, a capturé la Musaraigne pygmée surtout pendant la nuit. Jansky et Hanak (1960), dans le sud de la Bohême, ont observé que cette espèce est uniquement nocturne en automne et principalement nocturne au cours des autres saisons, à l'exception du mois d'avril où l'activité est surtout diurne.

Crowcroft (1953) a mis en évidence chez un adulte en actographe l'existence d'un rythme circadien présentant beaucoup d'analogies avec celui de *Sorex araneus*, mais le maximum de l'activité apparaît pendant le jour et non pendant la nuit. Comme la Musaraigne commune, la Musaraigne pygmée manifeste des bouffées d'activité se suivant d'après un horaire qui ne semble pas très régulier. Les observations de Crowcroft confirment celles de Tupikova (1949) qui a remarqué, en captivité, une activité apériodique chez cette espèce comme chez *Sorex araneus*.

Sorex tsherskii.

Cette très petite espèce (2,4 g pour une femelle adulte) a été étudiée par Blagosklonov (1957). L'animal dort environ 78 fois dans la journée.

Source : MNHN, Paris

Chaque période de repos dure en moyenne 9 minutes (maximum 38 minutes). La durée d'une période active est d'environ 9,4 minutes. Les intervalles entre deux périodes de nourriture atteignent en moyenne 10 minutes et ne dépassent jamais 55 minutes. L'auteur a recensé au cours du nycthémère 121 périodes de nourriture dont la durée totale atteint en moyenne 3 heures 43 minutes. Aucune périodicité circadienne n'a pu être mise en évidence.

Neomys fodiens.

Hainard (1961) note qu'on peut observer la Crossope de jour comme de nuit. Au cours de nos piégeages, nous n'avons capturé aucun individu pendant la journée mais plutôt immédiatement avant le lever du soleil. Van Mourik *(in verbis)* a rencontré, dans la nature, des Crossopes en activité juste après le lever du soleil.

Selon Crowcroft (1954), en captivité, les Crossopes sont actives de jour et de nuit. La pointe principale de l'activité correspond à l'aube et une période de repos lui fait suite au cours de la matinée. Les phases « activité-repos » sont plus longues que celles observées chez les Musaraignes et les Crocidures et peuvent atteindre 3-4 heures. Tupikova (1949) a également remarqué une activité acyclique chez cet animal en captivité.

Blarina brevicauda.

Cette espèce américaine a été étudiée par Osterberg (1962). Au printemps, les individus ont deux périodes d'activité nocturne : la première 4 heures après le coucher du soleil, la seconde avant l'aube. En automne, l'horaire est différent ; l'activité diurne est importante et la principale période active se manifeste au crépuscule.

Crocidura russula.

Dans la nature, les Crocidures sont moins volontiers diurnes que les Musaraignes mais on peut les capturer dans les pièges tendus pendant le jour. Cependant, les captures sont nettement plus nombreuses au coucher du soleil.

L'activité d'un couple de Crocidures a été étudiée au laboratoire (Saint Girons, 1959). Les observations faites sur ces animaux ne coïncident pas avec ce que l'on connaît de l'activité des Soricidés en Europe d'après les travaux de Crowcroft. Ceci est peut-être dû à des conditions expérimentales différentes, en particulier en ce qui concerne la nourriture. En novembre et décembre, le mâle du couple est uniquement nocturne, tandis que la femelle présente une activité diurne plus faible que l'activité nocturne mais non négligeable. La pointe de l'activité pour les deux individus se situe dans les premières heures de la nuit. Un second maximum apparaît à l'aube. Au cours de la nuit, le mâle

Source : MNHN, Paris

présente, en moyenne, 11 courtes phases actives, d'une durée voisine de 20 minutes. La femelle montre, au contraire, une vingtaine de phases d'activité au cours du nycthémère, d'une durée voisine de 10 minutes chacune. Les animaux sont en activité pendant plus de 3 heures sur 24 (fig. 25 et 26).

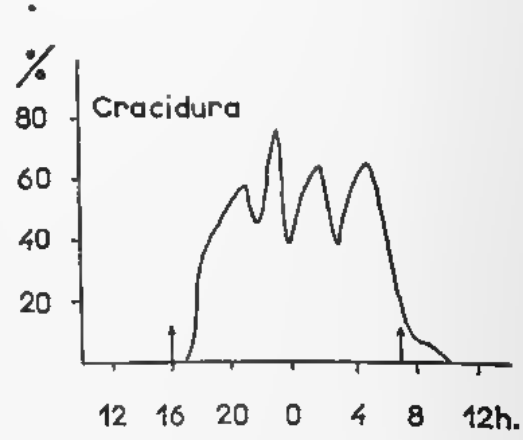

Fig. 25. — Répartition de l'activité au cours du nycthémère, chez *Crocidura russula* mâle, en novembre, au laboratoire. Les flèches correspondent aux heures du coucher et du lever du soleil.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : pourcentage.

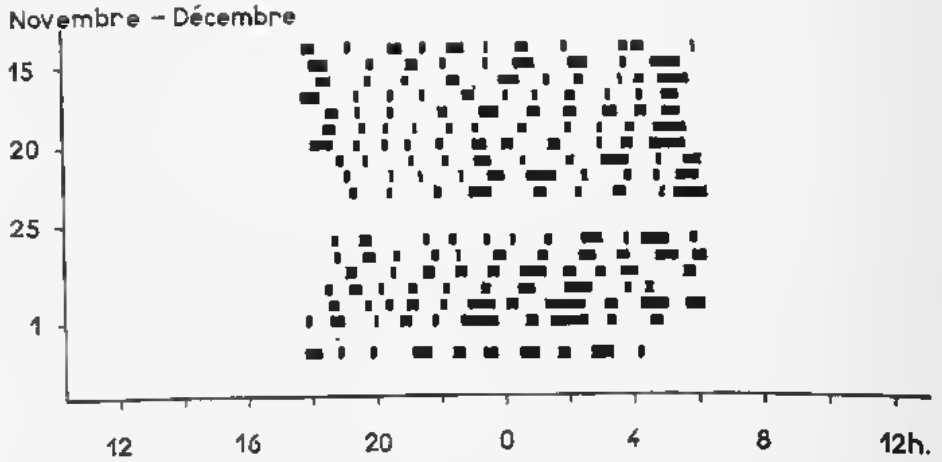

Fig. 26. — Actogrammes de *Crocidura russula* mâle, en novembre-décembre, au laboratoire.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : date.

Chez *Crocidura suaveolens* en captivité, Tupikova (1949) a remarqué une activité acyclique. Hamilton (1944) a fait les mêmes observations chez *Cryptotis parva*.

Suncus etruscus.

Une femelle adulte a été maintenue en captivité pendant plusieurs mois (Saint Girons, 1957 *a*). Aucun rythme nycthéméral de l'activité n'a pu être mis en évidence. Les sorties sont courtes (une dizaine de minutes environ). La principale activité est la recherche et la consom-

Source : MNHN, Paris

mation de la nourriture. Aucune pointe d'activité à l'aube ou au crépuscule n'a pu être mise en évidence. KAHMANN et ALTNER (1956) pensent que, en Corse, la Pachyure étrusque est plutôt nocturne.

Talpidae

Talpa europaea.

L'activité périodique et régulière des Taupes est connue de tous les campagnards. Les animaux sont en mouvement aussi bien de jour que de nuit. L'activité semble sous la dépendance de facteurs nutritionnels. GODET (1951) a remarqué que l'activité des individus, par temps clair, débute avec le lever du soleil dans la région de Rennes (Bretagne). Il semble que cette ponctualité soit due aux mouvements des Invertébrés (Vers de terre) qui sont eux-mêmes réglés par la lumière. Le « Zeitgeber » du lever du soleil ne jouerait donc que de façon indirecte. Grâce aux travaux de GODFREY-CROWCROFT (1955) on sait que les Taupes, en Angleterre, ont un rythme de 8 heures, se décomposant de la manière suivante : 3 heures et demie de repos, 1 heure et demie de terrassement, le reste de mouvement.

Chez une Taupe américaine, *Condylura cristata*, HAMILTON (1931) a également remarqué une activité diurne et nocturne. Chez une autre espèce, *Parascalops breweri*, le même auteur (1939 *b*) a observé des animaux actifs de jour et de nuit, sans rythme circadien très apparent mais présentant cependant plus de la moitié de leur activité pendant la durée du jour (voir aussi SCHEFFER, 1913 ; ARLTON, 1936).

Il est donc vraisemblable que, chez les Taupes, des rythmes de métabolisme de plusieurs heures sont la règle. La première période de nourriture détermine plus ou moins l'horaire des périodes suivantes. La remise à l'heure pourrait être constituée par une période d'abondance de la nourriture, elle-même en rapport avec le mouvement solaire.

CHEIROPTERES

Les Chauves-Souris sont nocturnes et leur activité est liée aux heures du coucher et du lever du soleil, ainsi que l'ont montré les études au laboratoire comme dans la nature.

Myotis myotis.

On doit à KOWALSKI (1955) une étude soigneuse du rythme de l'activité chez *Myotis myotis*, au laboratoire. Dans des conditions de luminosité normales, si les individus sont nourris au début de la période obscure, les Murins ont une période active au coucher du soleil, une seconde,

Source : MNHN, Paris

nettement moins importante, à l'aube. La durée totale de l'activité atteint environ 5 heures, le bigéminisme du rythme est manifeste. Ces données confirment les observations dans la nature effectuées chez cette espèce, en Suisse, par Mislin (1942). D'après Kuhn (cité par Herter, 1958), *Myotis myotis* serait actif de 18 heures à 5 heures avec deux maxima, l'un à 19 heures, l'autre, plus intense, à 0 heures (voir également DeCoursey et DeCoursey, 1964).

Le laps de temps séparant le coucher du soleil du départ des animaux hors de leurs abris varie avec les espèces (Altum, 1872). La liaison entre l'arrivée sur les lieux de chasse et le coucher du soleil a pu être établie chez plusieurs espèces (Altum, 1872 ; Eisentraut, 1952 ; Harmata, 1960). Il convient cependant de noter l'existence de différences individuelles importantes. D'après Harmata (1960), dans une région forestière polonaise, près de Cracovie, la première espèce qui se manifeste après le coucher du soleil est *Nyctalus noctula*, suivie par *Rhinolophus hipposideros* puis *Myotis myotis* et *Myotis mystacinus*. *Pipistrellus pipistrellus* et *Eptesicus serotinus* sont les dernières à apparaître, ce qui correspond, pour ces deux espèces, aux données de Altum (1872) et aux observations de Krzanowski (1959 *b*) pour *Nyctalus noctula*. Brosset *(in verbis)* (1) a remarqué que, en France, en Espagne et en Afrique du Nord, les Pipis-

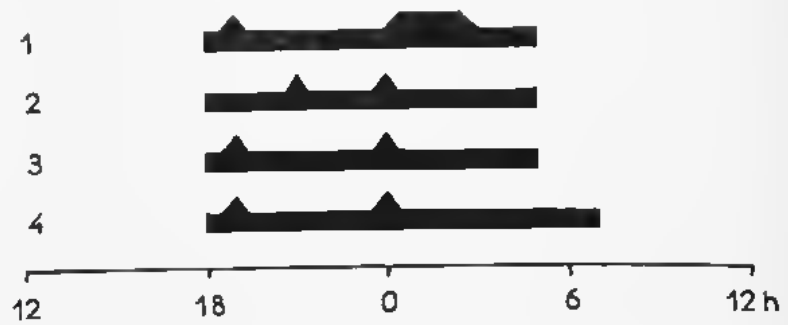

Fig. 27. — Représentation très schématique de l'horaire de quatre espèces de Chauves-Souris : 1, *Myotis daubentoni* ; 2, *Myotis myotis* ; 3, *Myotis mystacinus* ; 4, *Plecotus auritus* (d'après les données de Kuhn, cité par Herter, 1958).

trelles apparaissent au contraire les premières, suivies de près par les Sérotines et les Noctules. Peut-être s'agit-il d'une variation en rapport avec des conditions climatiques plus méridionales. D'après les données que Gaisler (1963) a recueillies dans la nature sur l'activité de *Rhinolophus hipposideros*, il semble qu'il existe des variations individuelles de l'horaire. Herter (1958) résumant une série d'observations dues à Kuhn montre que chez 4 espèces *(Myotis daubentoni, Myotis myotis, Myotis mystacinus* et *Plecotus auritus)* l'activité débute vers 18 heures et se termine vers 5 heures chez les Murins et 7 heures chez l'Oreillard. Chez ces 4 espèces, il y a 2 maxima d'activité, l'un peu après l'envol,

(1) A. Brosset a bien voulu nous faire bénéficier de sa vaste expérience de l'écologie des Chauves-Souris. Nous sommes heureux de l'en remercier ici.

Source : MNHN, Paris

le second, plus accentué, vers minuit (fig. 27). L'activité de ces espèces est donc également bimodale mais l'horaire diffère de celui des Rongeurs en ce sens que le premier maximum est plus faible que le second.

L'activité n'est pas continue au cours de la nuit et les périodes de chasse alternent avec les phases de repos à l'intérieur des abris (Ryberg, 1947 ; Nyholm, 1957 ; Kolb, 1957 ; Gaisler, 1963). Certaines espèces peuvent parfois être observées de jour, en particulier *Nyctalus noctula* (Ryberg, 1947 ; Löhrl, 1955 ; Krzanowski, 1959 *b*).

L'étude de l'activité des Cheiroptères au laboratoire a montré que, chez des Vespertilionidés américains des genres *Pipistrellus* et *Myotis*, il existait un rythme circadien de l'activité indépendant des conditions atmosphériques et même de la nourriture (Griffin et Welsh, 1937). Ces données ont été confirmées par Kowalski (1955) chez *Myotis myotis* et par Herter (1958). D'après Kowalski, le rythme circadien de l'activité persiste en D.D., chez le grand Murin, quel que soit l'horaire du dépôt de nourriture. C'est aussi l'avis de Gaisler (1963) qui pense que, chez *Rhinolophus hipposideros* vivant au fond de grottes où les conditions microclimatiques sont relativement constantes, le réveil est dû à un stimulus endogène, ensuite l'intensité lumineuse perçue à l'entrée de la grotte, lors du vol de reconnaissance qui suit le réveil, peut agir comme stimulus secondaire. Une observation du comportement des Cheiroptères lors d'une éclipse solaire vient corroborer cette hypothèse ; les Chauve-Souris ne sortaient pas pendant la période d'obscurcissement (Krzanowski, 1959 *a*).

CARNIVORES

Les Carnivores sont des espèces principalement nocturnes pour lesquelles nous possédons peu de données car leur observation est généralement fortuite. Une activité diurne n'est cependant pas exceptionnelle. Dans une région de Bretagne, où la faune était entièrement protégée, nous avons vu des Renards chasser en plein jour et observé souvent des Belettes et des Hermines.

Canidae

Alopex lagopus.

Chez le Renard blanc, Tembrock (1958) a observé un rythme circadien de l'activité présentant un caractère bimodal très apparent. Il existe un maximum d'activité au coucher du soleil et un second, souvent plus accentué, à l'aube. L'après-midi est une période de repos (23% de l'activité pendant la journée). En hiver, l'activité diurne est plus importante que pendant l'été ; on observe un maximum d'activité en avril, un minimum en automne. A. J. Marshall (1938) n'a observé aucune périodicité chez cette espèce dans la nature, au cours de l'été.

Source : MNHN, Paris

Vulpes vulpes.

Tembrock (1958) a observé un rythme circadien de l'activité chez le Renard. D'après cet auteur, le maximum principal se manifeste au coucher du soleil. Il existe un maximum secondaire au milieu de la nuit, un troisième à l'aube. Au cours de la journée, l'activité est moins importante mais atteint 38% environ du total. Il existe des variations saisonnières, le maximum d'activité se situant en janvier, le minimum en avril et pendant l'été. On observe une reprise de l'activité en automne.

Mustelidae

On voit souvent des Belettes *(Mustela nivalis)* pendant le jour. Il en est de même des Hermines *(Mustela erminea)*. Herter (1958), résumant les observations de Rauch sur cette espèce, indique que l'activité est faible entre 16 heures et 1 heure et qu'il existe deux maxima, l'un vers 3 heures, l'autre vers 11 heures. W. H. Marshall (1936) écrit qu'en hiver le Vison américain *(Mustela vison)* est surtout actif au crépuscule et à l'aube. Mais on peut également observer des animaux au milieu de la journée.

Meles meles.

L'activité du Blaireau dans la nature est connue par les travaux de Neal (1948). Des observations très attentives en Angleterre ont permis à cet auteur de constater que les animaux sont nocturnes en toute saison et que leur sortie s'effectue peu de temps après le coucher du soleil.

Bonnin-Lafargue et Canivenc (1961) ont fait la même constatation mais ont, en outre, remarqué que l'activité des Blaireaux se décompose en trois phases : une phase initiale au cours de laquelle les animaux effectuent de courts va-et-vient près de l'entrée du terrier, une phase médiane, très stable, pendant laquelle les Blaireaux circulent loin de leurs abris, probablement à la recherche de leur nourriture, une phase terminale analogue à la première (1). Hainard (1961) a mis en évidence, en Suisse, la corrélation entre l'activité des Blaireaux et les heures du coucher et du lever du soleil. Ses observations complètent et confirment en tous points celles de Neal.

(1) Ce schéma d'activité est, semble-t-il, valable pour l'ensemble des Mammifères. On l'observe aussi bien en captivité que dans la nature.

Source : MNHN, Paris

ARTIODACTYLES

L'activité des Ruminants diffère essentiellement de celle des autres Mammifères en ce sens qu'une partie importante du nycthémère est consacrée à la rumination, le reste se partageant entre le repos et la recherche de la nourriture. En étudiant les périodes de sommeil chez les Ruminants, BALCH (1955) a noté qu'on trouve des périodes peu nombreuses de sommeil très léger. Le repos a lieu surtout la nuit. Au cours du nycthémère, la rumination occupe une série de périodes qui durent normalement moins d'une heure. Le temps total de rumination peut atteindre 9 heures et varie avec le régime. Celle-ci est parfois concentrée dans les heures d'obscurité. Il ne semble pas possible que le sommeil apparaisse pendant les périodes de rumination étant donné la position de l'animal (thorax dressé). BALCH a remarqué que le sommeil était de type polyphasique et qu'il existait des variations saisonnières de l'activité, liées aux changements de durée du jour et de la nuit.

Cervidae

Cervus elaphus.

Les observations dans la nature sont dues surtout à DARLING (1946). En Ecosse, les Cerfs sont principalement nocturnes. Ils sont actifs au début de la matinée puis montrent une période de repos entre 10 heures et 15 heures, souvent interrompue par de brèves périodes de nourriture entre 13 heures et 14 heures. Ils recommencent à paître au crépuscule et ont une seconde période de repos tard dans la soirée.

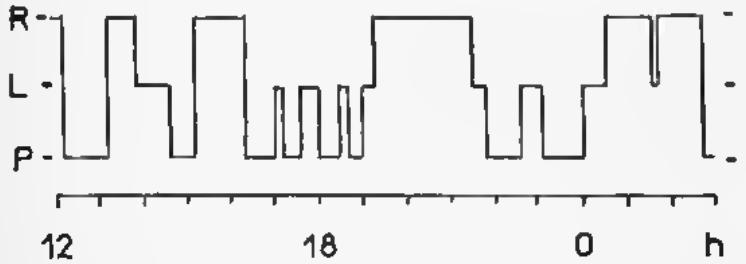

FIG. 28. — Activité de *Capreolus capreolus*. Actogramme linéaire de FULLER (1928). R = rumination ; L = locomotion ; P = pâture (extrait de BUBENIK, 1960).

BUBENIK et LOCHMANN (1956) ont montré que, chez le Cerf, des temps de pâture longs sont suivis de longs repos puis de temps de rumination très courts. Par contre, d'après ces auteurs, les Chevreuils, *Capreolus capreolus*, en semi-captivité, manifestent des temps de pâture courts, suivis immédiatement de temps de rumination beaucoup plus

Source : MNHN, Paris

longs. Bubenik (1960) a pu mettre en évidence, chez le Chevreuil, le caractère bimodal de l'activité. Celle-ci est également en relation avec le coucher et le lever du soleil et varie suivant les saisons (fig. 28).

Cervus canadensis.

Cette espèce a été étudiée en liberté dans le Wyoming (Altmann, 1952). L'activité se répartit de la façon suivante :

4 h - 7 h	Pâturage sur les hauteurs ;
7 h - 15 h	Repos, rumination, pâturage, repos dans les bois épais et leurs clairières ;
15 h - 16 h 30	Déplacements vers les pâturage de prairie et les mares pour boire ;
16 h 30 - 20 h	Pâturage dans les prés ;
20 h - 21 h 30	Pâturage sur les pentes des collines ;
21 h 30 - 4 h	Repos et gîte sur les pentes.

D'après l'auteur, on peut estimer grossièrement le temps imparti a chaque type de comportement de la façon suivante :

Déplacements	21 %
Pâturage	48 %
Repos, rumination, léchage, jeux, boisson	31 %

LES FACTEURS DE L'ACTIVITÉ

Comme l'ont montré un certain nombre de travaux récents, les rythmes circadiens sont d'origine endogène (voir dans Aschoff, 1963, un exposé de cette question). Mais les organismes, dans la nature, ne vivent pas en milieu constant et homogène. Bien au contraire, les conditions du milieu sont essentiellement fluctuantes. Les modalités du rythme circadien subissent des variations. Celles-ci s'exercent sur la durée de la période, l'horaire des divers phénomènes et l'intensité de leur manifestation. Les variations du milieu peuvent être classées en deux catégories suivant leur nature accidentelle ou saisonnière. Les variations accidentelles sont fortes mais de courtes durées. C'est le cas, par exemple, d'une averse ou d'une dépression orageuse. L'activité des animaux se trouve modifiée pendant le passage du phénomène mais ces modifications, bien qu'accentuées parfois, n'influent pas sur le schéma général du rythme circadien. Quelques heures après, les animaux reprennent leur activité normale. Il n'en est pas de même des variations saisonnières lentes et en particulier de l'évolution de la photopériode. Ces variations ont une influence beaucoup moins brutale mais très profonde. Elles peuvent modifier complètement les horaires. Certaines espèces sont diurnes à une saison et nocturnes au cours d'une autre.

Source : MNHN, Paris

Les variations d'origine exogène, accidentelles ou saisonnières, ne constituent pas les seuls facteurs modifiant les rythmes circadiens. L'âge et le sexe, par exemple, influent aussi sur l'activité, en particulier sur son intensité. Les modifications apportées par ces facteurs éthologiques endogènes sont généralement lentes et peu spectaculaires, à l'exception de celles liées à l'œstrus des femelles chez certaines espèces.

Dans le chapitre qui suit, nous nous proposons d'envisager successivement les facteurs écologiques et éthologiques ainsi que leur influence sur l'activité des diverses espèces.

I. — FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Intensité lumineuse

La luminosité semble le facteur exogène le plus important de l'horaire des Mammifères (1). Pour chaque espèce, l'horaire dépend d'un seuil de l'intensité lumineuse atteint au début et à la fin de l'activité. Dans la nature, l'intensité lumineuse dépend des heures du coucher et du lever du soleil, c'est pourquoi l'étude de l'influence de la lumière sur le rythme de l'activité nous semble inséparable de celle de la durée du jour. La période d'éclairement agit comme « Zeitgeber » pour la majorité des phénomènes où une périodicité circadienne a été mise en évidence. Cette influence ne se borne pas aux rythmes de l'activité spontanée, elle s'exerce également sur de nombreux phénomènes physiologiques. Nous citerons, par exemple, les conclusions d'HALBERG et VISSCHER (1954) concernant les variations nycthémérales de la température rectale et du nombre des éosinophiles dans le sang circulant chez *Mus musculus* : « Under physiologic circunstances and as far as mice are concerned, lighting appears to be the dominant extrinsic synchroniser of the intrinsic partly adrenal mechanisms of daily periodicity » (voir les travaux de HALBERG, 1959 et 1960, concernant cette question). L'existence d'un rythme de sensibilité à la lumière a été mise en évidence par DECOURSEY (1960 *a*, 1960 *b*) chez des Rongeurs. L'importance de la luminosité étant bien établie, nous nous proposons d'envisager son action sur l'horaire de l'activité et sur son intensité.

ESPÈCES NOCTURNES

L'influence du déclin de la luminosité, au coucher du soleil, est particulièrement nette chez les espèces nocturnes. NEAL (1948) et HAINARD (1961) ont montré que les sorties crépusculaires du Blaireau sont liées à l'heure du coucher du soleil. Celles de l'Ecureuil américain, *Glaucomys*

(1) Voir, par exemple : ASCHOFF (1954, 1959), RAWSON (1959) et l'importance donnée à la lumière dans le chapitre consacré aux Mammifères de l'ouvrage de CLOUDSLEY-THOMSON (1961).

Source : MNHN, Paris

volans, le sont également (DeCoursey, 1960 *a*). Il en est de même pour les différentes espèces que nous avons pu étudier aussi bien au laboratoire dans des conditions lumineuses naturelles *(Eliomys quercinus, Clethrionomys glareolus, Dryomys nitedula)* qu'en semi liberté *(Apodemus sylvaticus)* ainsi que le montre la figure 29. La liaison entre l'heure du coucher

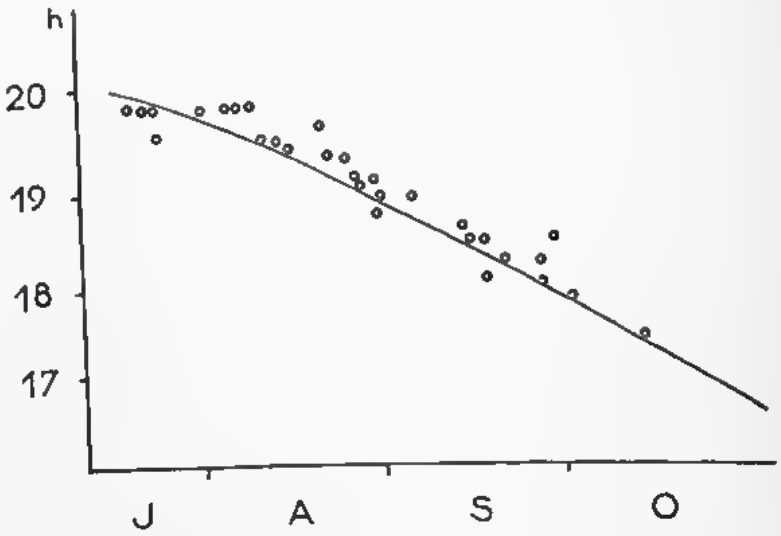

Fig. 29. — Liaison entre le début de l'activité crépusculaire et le coucher du soleil chez *Apodemus sylvaticus* en semi-liberté.
Abscisses : mois ; ordonnées : heures.

du soleil et l'envol des Chauves-Souris a été remarquée par tous les auteurs qui ont étudié ces animaux et il n'est pas indispensable de s'étendre ici sur cette notion, maintenant communément admise (citons, pour les espèces européennes, les travaux de Altum, 1872 ; Eisentraut, 1952 ; et les deux articles récents de Harmata, 1960 et Gaisler, 1963).

Dans l'ensemble, les espèces nocturnes ont généralement une pointe d'activité au coucher du soleil (Cloudsley-Thomson, 1961). On peut se demander comment les Mammifères nocturnes et souterrains perçoivent les stimuli lumineux réglant leur activité. Des observations précises ont montré chez les espèces étudiées avec soin que la sortie principale était précédée d'un séjour à l'entrée du terrier ou de l'abri au cours duquel l'animal semble très attentif et ne se livre apparemment à aucune activité particulière. Après un temps plus ou moins long, il rentre dans son abri et la sortie définitive n'a lieu que quelques instants plus tard. Nous avons observé régulièrement ce phénomène chez les espèces étudiées au laboratoire, Rongeurs et Insectivores. Holišova (1961) l'a remarqué dans la nature chez *Apodemus sylvaticus*. Gaisler (1963) l'a constaté également chez des Chauves-Souris (voir également Twente, 1955 ; Sluiter et van Heerdt, 1957). Les observations de Bonnin-Lafargue et Canivenc (1961) comme celles de Hainard (1961) montrent qu'il existe aussi chez le Blaireau. On peut se demander si ces brèves sorties, suivies généralement de retours au gîte, ne sont pas des sortes d'explo-

Source : MNHN, Paris

ration de l'animal, durant lesquelles il enregistre les conditions atmosphériques et particulièrement lumineuses. La sortie définitive ne se produit que quand les conditions lumineuses optimales sont atteintes. Elles sont en rapport avec l'état du ciel. La figure 30 montre, chez

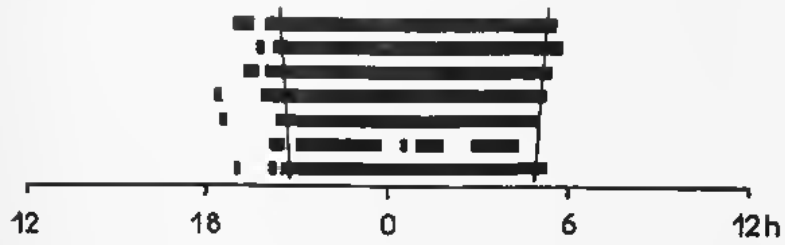

FIG. 30. — Actogrammes d'une femelle d'*Eliomys quercinus* à la fin de mai. Remarquer les brèves sorties précédant l'activité crépusculaire.

Eliomys quercinus, l'existence pendant plusieurs jours consécutifs de ces petites sorties d'exploration avant que ne débute la longue phase active du coucher du soleil. En ce qui concerne les Chauves-Souris cavernicoles, une hypothèse différente a été émise par ALLISON (1937). Cet auteur estime que le signal déclenchant l'envol crépusculaire pourrait être l'appel d'air créé dans les grottes par le refroidissement de la température extérieure à la tombée de la nuit. Le courant d'air pourrait, dans certains cas, être perçu par les individus dans le fond de la grotte, il serait donc le moyen terme unissant le coucher du soleil à l'envol des Chauves-Souris. Les variations de l'écoclimat au fond des grottes sont très atténuées aussi cette hypothèse, pour séduisante qu'elle soit, demanderait confirmation.

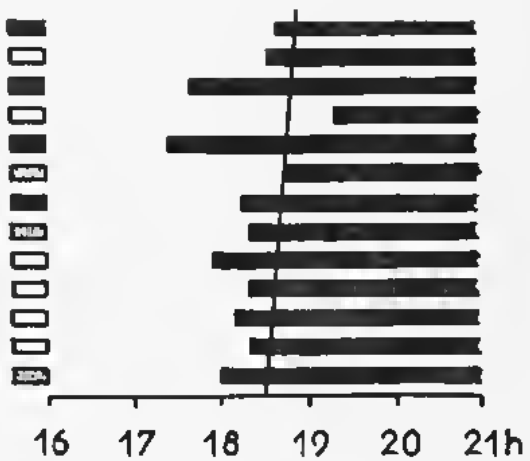

FIG. 31. — Relations entre l'état du ciel et la sortie crépusculaire chez *Eliomys quercinus* au laboratoire.
En blanc : ciel clair ; en pointillés : ciel couvert sans pluie ; en noir : pluie.

La quantité de lumière perçue par les animaux à l'entrée de leurs terriers dépend de la couverture de nuages. Une étude faite au labora-

Source : MNHN, Paris

toire nous a permis de constater chez quatre espèces de Rongeurs (*Apodemus flavicollis*, *Meriones crassus*, *Clethrionomys glareolus* et *Eliomys quercinus*) que l'horaire des sorties est réglé par l'intensité lumineuse. Plus la luminosité est faible, plus les individus ont, toutes choses égales par ailleurs, tendance à quitter leurs abris plus précocement (Saint Girons, 1960 *a*, 1962). Pendant 13 jours du mois d'août, nous avons noté l'état du ciel au moment de la sortie crépusculaire d'*Eliomys quercinus* au laboratoire. Le tableau suivant résume les observations :

Heure moyenne de la sortie du soir pendant cette période	18 h 17
Heure moyenne de la sortie par ciel clair (6 jours)	18 h 27
Heure moyenne de la sortie par ciel couvert sans pluie (3 jours)	18 h 22
Heure moyenne de la sortie par ciel couvert avec pluie (4 jours)	18 h

La sortie la plus tardive (19 h 20) correspond à un ciel dégagé, la plus précoce (17 h 25) à une pluie orageuse (fig. 31). Chez *Glaucomys volans*, DeCoursey (1960 *a*) a remarqué que les sorties crépusculaires sont plus précoces lorsque le ciel est nuageux. Pourtant, Vietinghoff-Riesch (1955) pense que les sorties crépusculaires des Loirs, *Glis glis*, sont dues à la faim et ne dépendent pas de l'intensité lumineuse.

Ce sont les horaires des Chauves-Souris qui ont été, de ce point de vue, les plus étudiés. L'influence de l'intensité lumineuse chez les Chéiroptères a été mise en évidence par L. Hansen (1946) chez différentes espèces. Les Chauves-Souris quittent leurs abris d'autant plus tôt que le ciel est plus couvert. *Eptesicus serotinus* s'envole 27 minutes après le coucher du soleil, en moyenne, par ciel clair et 11 minutes seulement, si le ciel est couvert. *Nyctalus noctula*, par ciel clair, s'envole 22 minutes après le coucher du soleil, 5 minutes après seulement si le ciel est couvert. *Pipistrellus pipistrellus* quitte son abri 19 minutes après le coucher du soleil par ciel clair et 8 minutes après par ciel couvert. Chez *Myotis daubentoni*, la liaison est moins apparente puisque l'envol a lieu 44 minutes après le coucher du soleil par temps clair et 40 minutes seulement par temps couvert. Notons que l'influence de la nébulosité est d'autant plus apparente que l'espèce a l'habitude de quitter tôt son abri, au moment où il existe encore un peu de clarté ; *Myotis daubentoni* s'envole quand la nuit est pratiquement tombée, on comprend dès lors que, pour cette espèce, la couverture de nuages joue un rôle plus réduit.

Church (1957) n'a pu mettre en évidence chez *Pipistrellus pipistrellus* une nette corrélation entre la couverture de nuages et l'heure d'envol des animaux, mais pense que la luminosité est un facteur important. Chez une autre espèce de Pipistrelle, *Pipistrellus mimus*, en Inde, Prakash (1962) a observé que, par temps nuageux, les individus sortent plus tôt. Par contre, Venables (1943) avait, comme Church, noté que, chez *Pipistrellus pipistrellus*, la présence de gros nuages ne semble pas avoir d'importance sur l'heure de la sortie nocturne.

Malgré ces observations contradictoires en ce qui concerne les Pipistrelles, on peut admettre que, plus le ciel est couvert, plus les espèces nocturnes sortent tôt. Elles répondent, semble-t-il, à un seuil lumineux perceptible à l'entrée de l'abri quelque temps avant la sortie définitive.

La luminosité joue également un rôle dans l'horaire de la rentrée

Source : MNHN, Paris

dans l'abri des espèces nocturnes. L. HANSEN (1946) l'a étudié chez les Chauves-Souris. Chez *Eptesicus serotinus*, la rentrée par ciel clair se produit en moyenne 65 minutes avant le lever du soleil et par ciel couvert 55 minutes seulement avant. Chez *Nyctalus noctula*, la rentrée s'effectue 33 minutes avant le lever du soleil par ciel clair et 22 minutes par ciel couvert. Chez *Pipistrellus pipistrellus*, la rentrée dans les gîtes diurnes se fait 39 minutes avant par ciel clair et 17 minutes seulement par ciel couvert. Il existe donc une influence manifeste des stimuli lumineux sur l'horaire de ces espèces puisque les individus retardent leur retour au gîte jusqu'à ce que, semble-t-il, l'intensité lumineuse atteigne un certain seuil.

ESPÈCES DIURNES

Les Mammifères diurnes sont également sensibles aux variations de l'intensité lumineuse.

Dans la nature, les Marmottes, *Marmota marmota*, adaptent leur horaire aux variations du lever et du coucher du soleil. Le tableau ci-dessous indique, d'après ZELENKA (1965) les heures de sorties des abris et de rentrées définitives pendant la période d'activité.

	Sortie	*Rentrée*
Fin juillet	entre 5 h 35 et 7 h 10	entre 18 h 50 et 20 h
Fin août	entre 6 h 15 et 7 h 20	entre 18 h 05 et 19 h 25
Fin septembre	entre 7 h 15 et 8 h 15	entre 12 h 30 et 16 h

L'influence de l'intensité lumineuse a été particulièrement étudiée chez les Ecureuils. Dans l'ensemble, la nébulosité agit comme facteur limitatif. C'est ce qui ressort en particulier des travaux de HICKS (1949) concernant *Sciurus niger*. Chez le Spermophile, *Citellus pygmaeus*, IVANOV (1957) a noté une activité biphasique diurne avec prédominance le matin et le soir, l'intensité lumineuse jouant pendant ces périodes un rôle important comme stimulus signal dans la régulation du rythme. Une autre observation montrant bien l'influence des stimuli lumineux sur l'activité des animaux diurnes a été faite par MODIN (1956) en Ukraine, pendant une éclipse de soleil. Quand l'obscurité s'est installée, *Citellus suslika* et *Marmota bobax* ont regagné leurs abris alors que ces espèces sont normalement diurnes.

Les espèces diurnes ont généralement une pointe d'activité au lever du soleil (CLOUDSLEY-THOMSON, 1961).

VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'ACTIVITÉ

Chez toutes les espèces étudiées, soit dans la nature, soit en captivité, et maintenues pendant au moins un an dans de bonnes conditions, les auteurs ont remarqué l'existence de changements périodiques progressifs dans l'horaire, la durée et l'intensité de l'activité. Ces variations saison-

Source : MNHN, Paris

nières sont en relation évidente avec les fluctuations de la période d'éclairement. Nous voulons insister sur l'importance de longues séries d'observations. Des espèces principalement diurnes à une saison deviennent principalement nocturnes au cours d'une autre période de l'année (1) et c'est là sans doute qu'il faut rechercher la raison de contradictions entre des auteurs qui ont travaillé sur les mêmes espèces mais à des époques différentes. Cependant, si l'on considère les variations saisonnières de l'activité chez plusieurs espèces, on peut mettre en évidence certains caractères du rythme saisonnier qui se retrouvent des unes aux autres. Les principaux travaux ayant trait aux variations saisonnières des rythmes de l'activité locomotrice des Mammifères holarctiques, dans des conditions naturelles ou semi-naturelles, ont été effectués sur les espèces suivantes :

Sciurus niger (Hicks, 1949).
Glaucomys volans (DeCoursey, 1960 *a*).
Glis glis (Ostermann, 1956 ; Saint Girons, 1959).
Eliomys quercinus (Ostermann, 1956 ; Saint Girons, 1960 *a*).
Dryomys nitedula (Saint Girons et Lenkiewicz, 1965).
Reithrodontomys megalotis (Pearson, 1960 *b*).
Clethrionomys glareolus (Ostermann, 1956 ; Saint Girons, 1960 *b*, 1961).
Clethrionomys rufocanus (Peiponen, 1962).
Microtus arvalis (Durup, 1956 ; Ostermann, 1956).
Microtus agrestis (Erkinaro, 1961).
Microtus californicus (Pearson, 1960 *a*).
Apodemus sylvaticus (Ostermann, 1956 ; Zollhauser, 1958).
Apodemus flavicollis (Ostermann, 1956).
Mus musculus (Zollhauser, 1958).
Myotis myotis (Mislin, 1942).
Vulpes vulpes (Tembrock, 1958).
Alopex lagopus (Tembrock, 1958).
Meles meles (Neal, 1948).
Cervus elaphus (Danling, 1946).
Cervus canadensis (Altmann, 1952).

L'importance de la durée de l'éclairement sur l'activité a fait l'objet de nombreuses recherches dans des conditions expérimentales. Les résultats obtenus dans des expériences rigoureusement contrôlées aident à comprendre les phénomènes observés dans la nature. Des animaux ont été maintenus dans des conditions artificielles d'éclairement continu (L.L.) ou d'obscurité permanente (D.D.), toutes les autres conditions du milieu étant constantes. Ces expériences ont été faites chez des Rongeurs, en particulier des Souris (voir les travaux de Aschoff), des Rats (Herring et Brody, 1938 ; Browman, 1936-1937 ; F. A. Brown et ses collaborateurs, 1956-1959 ; Folk, 1959), des Cricetidae du genre

(1) Pittendrigh (1961) et Aschoff (1964 *a*) ont étudié les rapports entre les variations de la photopériode et les changements saisonniers des rythmes circadiens.

Source : MNHN, Paris

Peromyscus (M. S. Johnson, 1926 et 1939 ; Rawson, 1959), des Hamsters dorés et un Ecureuil américain (DeCoursey, 1960 *a*, 1960 *b*, 1961 et 1964). Lorsque les individus de ces espèces nocturnes sont maintenus dans des conditions de luminosité constantes, le rythme est profondément perturbé. Il existe encore une périodicité mais l'heure du début de l'activité ainsi que celle à laquelle se produit le maximum se déplacent et ont tendance à apparaître plus tardivement chaque jour, la période par conséquent s'allonge et dépasse 24 heures (voir par exemple les travaux de Herter, 1934, chez le Hérisson). Par contre, lorsque des espèces, normalement nocturnes, sont placées à l'obscurité constante, l'alternance des phases de repos et d'activité demeure très nette mais les animaux ont tendance à avancer l'horaire de leurs différentes activités. La période du rythme se raccourcit donc. Ces phénomènes sont exactement inversés pour les espèces diurnes. Ces expériences de « free running », outre l'intérêt qu'elles présentent dans l'étude de l'origine endogène des rythmes circadiens, mettent en évidence la liaison très étroite entre les changements dans les conditions d'éclairement agissant comme stimuli signaux et l'horaire de l'activité. Lorsque les animaux sont maintenus dans des conditions lumineuses constantes, un unique signal, même très bref, peut jouer le rôle de « Zeitgeber », à condition que ce signal se produise à une heure convenable car l'existence d'un rythme de sensibilité aux conditions lumineuses a été mise en évidence (De Coursey, 1960 *a* et 1960 *b*).

La durée des périodes d'éclairement et d'obscurité dans les hautes latitudes variant beaucoup, l'observation des changements saisonniers de l'activité y est particulièrement intéressante. Peiponen (1962) a étudié *Clethrionomys rufocanus* dans l'Arctique. L'auteur constate que l'activité au cours de l'été, c'est-à-dire au moment où il fait jour continuellement, ne semble pas présenter un horaire régulier. Ces observations ont été faites aussi bien dans la nature qu'au laboratoire dans des conditions lumineuses analogues. Dans la seconde moitié de juillet, le soleil commence à descendre au-dessous de l'horizon pendant plus d'une heure chaque nuit mais ce n'est qu'au mois d'août que l'on voit se dessiner un horaire net, la concentration de l'activité se manifestant pendant les heures d'obscurité. En Finlande (latitude d'Helsinki), Erkinaro (1961) a étudié le rythme du Campagnol agreste, *Microtus agrestis*, dans des conditions lumineuses normales. D'après cet auteur, le Campagnol agreste est actif aussi bien de jour que de nuit, avec un maximum d'activité diurne en janvier, février et mars. En avril et mai, période des nuits courtes, l'activité est presque également répartie sur l'ensemble du nycthémère. Par contre, dès le mois de juin, elle a tendance à se concentrer au cours des heures de la nuit. En août, les animaux sont presque uniquement nocturnes. En septembre, ils le sont déjà nettement moins et en novembre on ne distingue pas de rythme net. Au mois de décembre, les individus redeviennent principalement diurnes.

De l'étude des modifications saisonnières du rythme de l'activité chez ces deux Campagnols des régions arctiques, on peut tirer la conclusion que les changements rapides des conditions lumineuses affectent profondément les rythmes normaux. La luminosité constante ou presque constante se traduit par un bouleversement tel qu'aucun rythme circa-

Source : MNHN, Paris

dien de l'activité ne peut être mis en évidence (1). L'apparition d'une période d'obscurité coïncide avec une concentration de l'activité au cours de cette période et cette concentration est d'autant plus nette que la longueur du jour se rapproche de celle de la nuit. Si la durée de la nuit augmente, on observe un bouleversement du rythme et une disparition de la périodicité. Par contre, en obscurité constante ou presque constante, le rythme circadien est maintenu mais l'activité est concentrée pendant les heures correspondant à la période d'éclairement dans les latitudes méridionales.

Le Lièvre d'Amérique du Nord est crépusculaire et nocturne (KEITH, 1964). Le maximum de l'activité se manifeste vers 23 heures. Plus la durée de la période obscure augmente, plus les individus ont tendance à concentrer leur activité entre 20 h 30 et 1 h 30 (38% d'activité durant cette période à la mi-juin, 74% à la fin d'août).

Il est intéressant de comparer les modifications saisonnières d'espèces voisines dans des latitudes plus méridionales où les variations annuelles de la photopériode sont plus atténuées. Chez *Clethrionomys glareolus*, OSTERMANN (1956) a obtenu, en Allemagne, des résultats qui semblent absolument conformes à ceux observés par ENKINARO chez le Campagnol agreste. C'est-à-dire qu'au printemps les animaux n'ont pas de rythme circadien net, en été ils sont principalement nocturnes, en automne l'activité est irrégulière et en hiver, ils sont principalement diurnes. Nos résultats dans la région parisienne sont différents en ce qui concerne l'activité diurne hivernale (SAINT GIRONS, 1960 *b*, 1961). Nous avons bien remarqué une activité principalement nocturne au cours de l'été

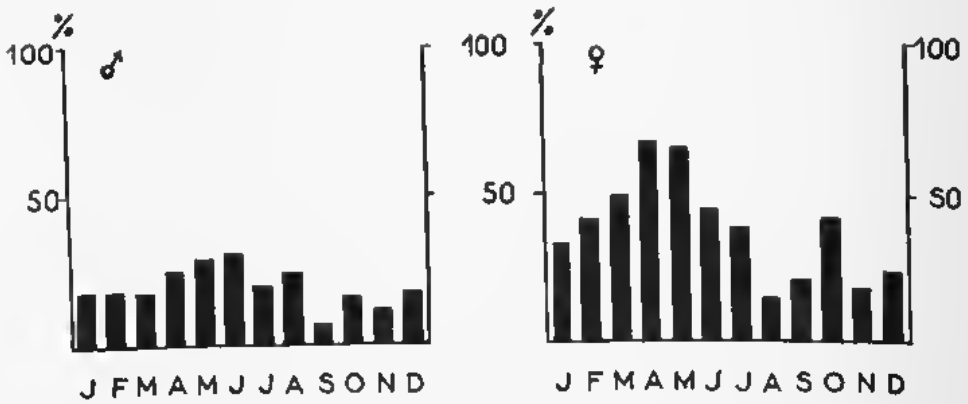

FIG. 32. — Variations saisonnières du pourcentage de l'activité diurne chez *Clethrionomys glareolus* au laboratoire.

tandis qu'en hiver les animaux sortent volontiers dans la journée ; mais c'est au printemps que nous avons noté le maximum d'activité diurne, lié, à notre avis, à la période d'activité sexuelle (fig. 32). Nos observations dans la nature en Bretagne ont confirmé les données recueil-

(1) Rappelons que, au cours de l'été, MARSHALL (1938) n'a pu observer aucune périodicité circadienne chez le Renard polaire. Dans les mêmes conditions, cet auteur a constaté le même phénomène chez le Phoque marbré (*Phoca hispida*).

Source : MNHN, Paris

lies au laboratoire. Nous n'avons pas capturé plus de Campagnols dans la journée en hiver qu'en été. MILLER (1955) en soumettant des Campagnols roussâtres au laboratoire à des durées de jour variables avait remarqué que les animaux, pour une durée d'éclairement de 16 heures, manifestaient 51,4% de leur activité pendant le jour. Si la durée du jour était de 12 heures, l'activité diurne n'atteignait plus que 33% du total et, pour un jour de 8 heures, cette activité était seulement de 28%. A.M. PEARSON (1962) a soumis des mâles et des femelles de deux Campagnols, *Clethrionomys glareolus* et *Clethrionomys rufocanus* à des durées d'éclairement variables (18 heures, 12 heures et 6 heures). Il a remarqué, chez les deux espèces et pour les deux sexes, une diminution de l'activité diurne parallèle à la diminution de la durée du jour. Dans le tableau suivant, nous donnons parallèlement les résultats de MILLER, de PEARSON et les nôtres :

Durée de l'éclairement		*% de l'activité diurne*	
		C. glareolus	*C. rufocanus*
18 heures	PEARSON	♂ 57,7 ♀ 71,6	♂ 66,7 ♀ 61,5
16 heures	MILLER	51,4	
	SAINT GIRONS	♂ 26 ♀ 40,5	
12 heures	PEARSON	♂ 26,3 ♀ 45,8	♂ 47,5 ♀ 35,9
	MILLER	33	
	SAINT GIRONS	♂ 16 ♀ 44,7	
8 heures	MILLER	28	
	SAINT GIRONS	♂ 14,5 ♀ 33,7	
6 heures	PEARSON	♂ 16,1 ♀ 21,4	♂ 24,7 ♀ 24

Nos résultats confirment donc, dans l'ensemble, les données de MILLER et de PEARSON plutôt que celles d'OSTERMANN.

Chez *Microtus arvalis*, en Allemagne, OSTERMANN (1956) a remarqué une évolution du rythme saisonnier de l'activité parallèle à celle de *Clethrionomys glareolus* : pendant l'hiver, les individus sont principalement diurnes alors qu'au cours de l'été, leur activité est concentrée surtout au cours de la période d'obscurité, le printemps et l'automne étant des saisons intermédiaires, sans rythme nycthéméral bien défini. Dans les schémas publiés par DURUP (1956 *b*), l'activité diurne de *Microtus arvalis* dans la région parisienne, en hiver, ne semble pas dépasser 50% du total. Ce qui apparaît surtout, c'est l'aspect polycyclique de l'activité.

Il semble que les Muridés *(Mus musculus, Apodemus sylvaticus, Apodemus flavicollis)* manifestent moins de variations saisonnières que les Campagnols. C'est du moins ce qui ressort des travaux de OSTERMANN (1956) et de ZOLLHAUSER (1958). Les Mulots et les Souris sont, en effet, des animaux franchement nocturnes, bien qu'occasionnellement on puisse observer *Apodemus flavicollis* pendant le jour, dans la nature comme en actographe (SAINT GIRONS, 1959). L'activité est concentrée

Source : MNHN, Paris

en toutes saisons dans les heures d'obscurité et, pendant l'été, les périodes actives sont plus courtes et plus régulières qu'au cours de l'hiver, saison pendant laquelle la régularité des maxima et des minima est moins apparente.

Il existe peu d'observations dans la nature relatives aux variations saisonnières de l'horaire chez les Mammifères diurnes. Dans l'ouest de la France, nous avons fait quelques observations concernant l'horaire de l'Ecureuil roux, *Sciurus vulgaris*. Au printemps, les Ecureuils sont actifs surtout dans la matinée, avec une pointe au lever du soleil. Ils ont une seconde période active en fin d'après-midi. En été, le maximum se manifeste entre 8 h et 9 h. Il existe une période d'activité au milieu de la journée, au moins dans l'ouest de la France où la chaleur n'est jamais excessive. En automne, on peut voir des animaux en activité à peu près à toutes les heures du jour, avec un maximum au début de la matinée. En hiver, le rythme est nettement bimodal, il existe deux maxima, l'un vers 7 heures, le second vers 13 heures (fig. 33). Ces varia-

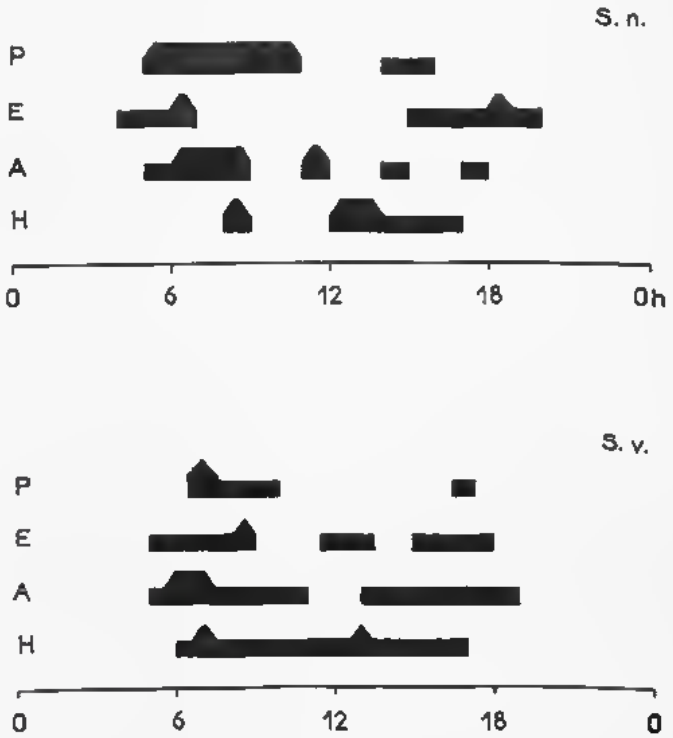

Fig. 33. — Représentation schématique des variations saisonnières de l'activité chez deux espèces d'Ecureuils : S.n. = *Sciurus niger* (d'après les données de Hicks, 1949) ; S.v. = *Sciurus vulgaris*.

tions saisonnières de l'horaire rappellent celles observées par Hicks (1949) chez *Sciurus niger*. Cet auteur a également mis en évidence l'existence de deux périodes principales d'activité, au début de la matinée et dans l'après-midi. La période de repos du milieu de la journée, plus nette chez l'Ecureuil américain, en été, est peut-être en relation

Source : MNHN, Paris

avec des conditions climatiques différentes (fig. 33). HAINARD (1961) a également remarqué qu'en hiver les Ecureuils roux sont surtout actifs dans la matinée. On peut même parfois les voir avant le lever du soleil. HICKS (1949), chez *Sciurus niger*, a noté que l'activité est sensiblement plus importante en automne qu'au cours des autres saisons. Elle est la plus faible au printemps et en été. Les mois pendant lesquels l'activité est très forte sont : décembre, novembre, octobre et janvier. L'activité est au contraire faible en juillet, mai et juin. Chez *Spalax leucodon*, HAMAR et coll. (1964) ont montré que l'activité est plus intense au printemps et en été qu'au cours de l'automne.

Certains auteurs ont observé les modifications de l'horaire et de l'intensité de l'activité chez des Mammifères nocturnes en faisant varier expérimentalement la durée des périodes alternativement lumineuses et obscures. R. M. HANSEN (1957) a montré par cette méthode que l'allongement de la période d'éclairement se manifeste, chez *Dicrostonyx groenlandicus*, par une diminution dans l'intensité de l'activité. Pendant les périodes d'alternance L.D., les individus n'ont aucun rythme nocturne significatif. KOWALSKI (1949), chez *Clethrionomys glareolus*, a observé une diminution de l'activité lorsque les animaux sont placés en lumière constante (L.L.) en outre, le rythme circadien s'estompe. En obscurité constante (D.D.) au contraire, l'activité augmente et le rythme persiste. Chez *Apodemus flavicollis*, le même auteur a remarqué qu'en lumière constante les changements sont encore plus accentués que chez le Campagnol roussâtre. Dans certains cas, on assiste à une importante chute de l'activité spontanée et à une disparition de la monophasie. L'auteur a pu, de cette façon, mettre en évidence un rythme polyphasique lié selon toute vraisemblance à un rythme de métabolisme à court terme. Dans d'autres cas, les Mulots ont manifesté une période d'activité de durée inchangée, se produisant de jour en jour plus tardivement (free running). En obscurité continue, ces Mulots ont gardé leur rythme normal d'activité en raccourcissant chaque jour la période (1). Chez des Chauves-Souris *(Myotis* et *Pipistrellus)*, GRIFFIN et WELSH (1937), en D.D., les conditions de température et d'humidité étant maintenues constantes, ont observé un maintien de l'horaire de l'activité, sauf chez un exemplaire de Pipistrelle pour lequel le signal de l'activité était le dépôt de nourriture. KOWALSKI (1955) a fait la même observation chez *Myotis myotis*.

Trois faits principaux se dégagent de ces quelques notes :

— Le rythme circadien persiste chez des individus normalement nocturnes placés en obscurité constante. Dans certains cas, l'intensité de l'activité augmente ;

— En lumière constante, le rythme est d'autant plus perturbé que l'espèce est plus nocturne (cf. *Apodemus flavicollis*), cependant, il en subsiste des traces ;

(1) Des phénomènes du même ordre ont été constatés chez un Reptile saharien, *Aspis cerastes*, normalement nocturne qui, en D.D., a gardé un rythme légèrement raccourci et en L.L. a, au contraire, manifesté une totale irrégularité apparente. Les périodes d'activité n'apparaissent pas liées à un horaire circadien mais à des périodes de métabolisme d'une durée de 3 h 40 environ (H. SAINT GIRONS, 1959).

Source : MNHN, Paris

— Le maintien en conditions constantes (L.L. ou D.D.) permet dans certains cas l'apparition de rythmes à court terme qui, dans les conditions normales, étaient souvent masqués par le rythme nycthéméral.

Chez les petits Mammifères nocturnes, la lumière agit donc comme facteur limitatif. Le rythme de l'activité est beaucoup plus bouleversé

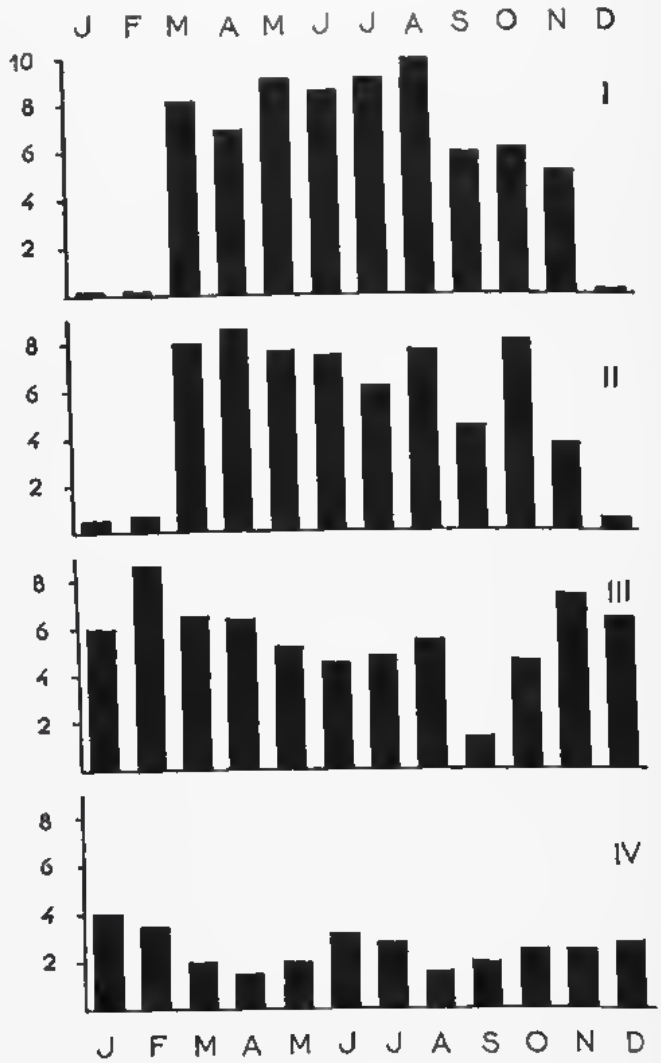

Fig. 34. — Variations annuelles de la durée de l'activité par nycthémère chez: I, *Eliomys quercinus* ; II, *Dryomys nitedula* ; III, *Clethrionomys glareolus* mâle ; IV, *Clethrionomys glareolus* femelle.
Abscisses : mois ; ordonnées : durée en heures.

en luminosité constante qu'en obscurité constante. Quant à l'influence de la durée de la période lumineuse sur l'intensité de l'activité, elle est difficile à apprécier car des facteurs sexuels saisonniers interviennent. Ils déterminent chez les mâles un accroissement de l'activité dès la fin

Source : MNHN, Paris

de l'hiver tandis que les femelles subissent des modifications suivant qu'elles sont gravides ou en lactation. Les variations saisonnières dans l'intensité de l'activité ont été vérifiées chez des Rongeurs sauvages (OSTERMANN, 1956 ; SAINT GIRONS, 1960 *a* et *b*, 1961 ; SAINT GIRONS et LENKIEWICZ, 1965) aussi bien que chez le Rat au laboratoire (HITCHCOCK, 1925). Nous donnons quelques exemples dans la figure 34. Chez certaines espèces (Ecureuils par exemple), la constitution des réserves d'automne peut également jouer un rôle dans l'augmentation de l'intensité de l'activité pendant cette période. MILLER (1955) a d'ailleurs démontré qu'un raccourcissement de la période d'éclairement déterminait le comportement d'amassement chez le Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* et le Mulot, *Apodemus sylvaticus*.

L'intensité lumineuse joue aussi un rôle important chez les animaux maintenus en éclairage permanent (L.L.). Si on fait varier l'intensité lumineuse, on remarque des changements dans la durée de la période du rythme autonome et dans le rapport : Durée de l'activité/Durée du repos. Lorsque l'intensité lumineuse s'accroît, les espèces nocturnes augmentent la durée de leur période et raccourcissent celle de leur activité. Les phénomènes inverses se manifestent chez les espèces diurnes. Les expériences ont été faites chez trois espèces nocturnes : *Mus musculus*, *Glaucomys volans* et *Mesocricetus auratus* (ASCHOFF, 1964 *a* et *b*). On trouve dans WEVER (1964) une analyse mathématique détaillée de ce problème.

VARIATIONS SAISONNIÈRES CHEZ LES HIBERNANTS

L'étude du rythme nycthéméral de l'activité chez les hibernants est particulièrement intéressante. Ces animaux passent à jeun, dans le fond de leurs abris, donc soustraits aux variations quotidiennes de la luminosité et même, dans une certaine mesure, de la température, des périodes qui peuvent dépasser plusieurs dizaines de jours au milieu de l'hiver.

Au cours de leur vie active, pendant l'été, les Mammifères hibernants nocturnes obéissent aux mêmes stimuli que les non hibernants. Nos recherches ont porté particulièrement sur l'activité du Lérot, *Eliomys quercinus* (SAINT GIRONS, 1960 *a*, 1962, 1965 ; Gabe et coll. 1963).

Chez tous les Mammifères hibernants, le sommeil léthargique est entrecoupé de réveils périodiques irréguliers, suivant un horaire relativement fixe, de telle sorte que les hibernants nocturnes se réveillent spontanément la nuit et les hibernants diurnes se réveillent spontanément pendant la journée.

Les Chauves-Souris s'éveillent très souvent au cours de l'hiver et, suivant les auteurs, peuvent même quitter leurs abris et chasser à l'extérieur. Les travaux de COWARD (1906-1907) apportent quelques précisions intéressantes sur l'activité hivernale des Cheiroptères et en particulier des Rhinolophes (*Rhinolophus hipposideros* et *Rhinolophus ferrum-equinum*). VERSCHUREN (1919) étudiant en Belgique les déplacements hivernaux des Chauves-Souris, a observé que ceux-ci s'effectuaient la nuit. D'autres auteurs ont confirmé ces observations (GRUET

Source : MNHN, Paris

et Dufour, 1949 ; Hooper et Hooper, 1956 ; van Nieuwenhoven, 1956). Menaker (1959) a montré que, chez *Myotis lucifugus* et *Eptesicus fuscus*, l'horloge interne continue à fonctionner à une période voisine de 24 heures quand les animaux sont en hibernation à des températures extérieures de moins de 10° C. En étudiant la température des individus (en D.D.), l'auteur a pu mettre en évidence des variations dans la durée de la périodicité thermique interne. Celle-ci est égale à 24 heures au début de l'hibernation, nettement plus longue au milieu de la période de sommeil. Menaker estime que, dans l'horaire des réveils spontanés en cours d'hibernation, la variation circadienne de la température n'a pas une influence essentielle. Chez les mêmes Chauves-Souris, Rawson (1956) avait trouvé un raccourcissement de la période d'activité en D.D.

Le sommeil léthargique que nous avons pu observer en France chez plusieurs espèces de Rongeurs est profond. Les Lérots, *Eliomys quercinus*, se réveillent généralement dans la seconde partie de l'après-midi. Il en est de même pour *Dryomys nitedula* (fig. 35). Nous n'avons aucune observation personnelle concernant des hibernants habituellement

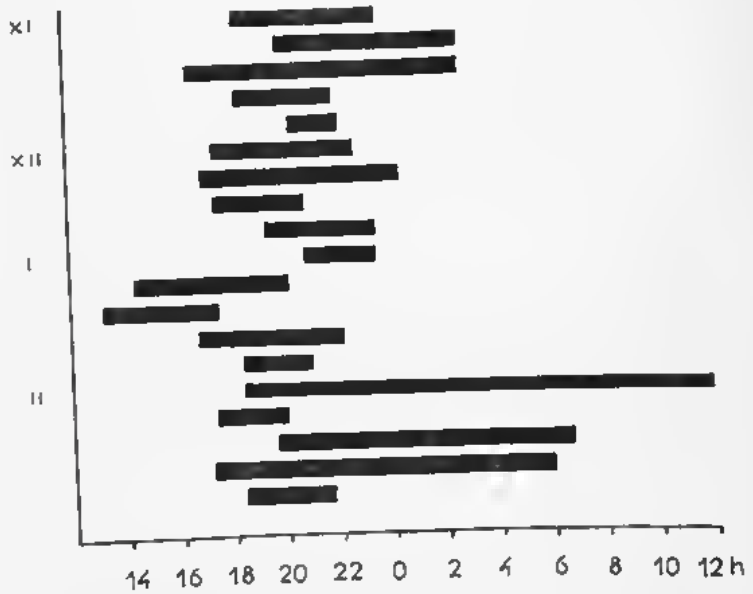

Fig. 35. — Horaire des réveils spontanés chez un exemplaire de *Dryomys nitedula* au cours de l'hibernation.
Abscisses : temps en heures ; ordonnées : dates des réveils.

diurnes. Cependant, aux Etats-Unis, Folk et Farrand (1957) ont remarqué chez un Spermophile, des réveils spontanés nettement plus fréquents (67%) au cours de la période d'éclairement. Il semble donc que, pendant le sommeil léthargique d'hiver, les hibernants gardent un horaire conforme à celui de la période d'activité. Il faut pourtant remarquer que chez le Loir *(Glis glis)*, Ostermann (1956) a observé des réveils pendant la seconde moitié de la nuit. Au cours de nos expériences, les hibernants nocturnes en actographes se réveillaient en fin

Source : MNHN, Paris

d'après-midi (*Eliomys quercinus, Glis glis, Dryomys nitedula, Muscardinus avellanarius, Cricetus cricetus, Erinaceus europaeus* : SAINT GIRONS, 1960 *a*, 1962, 1965 ; GABE et coll., 1963 ; SAINT GIRONS et LENKIEWICZ, 1965).

Les réveils spontanés au cours de l'hibernation sont en relation avec la température extérieure (GABE et coll., 1963). Cependant, les Lérots placés dans des conditions de température et d'obscurité constante se réveillent également à la fin de l'après-midi. Les Lérots hibernants, dans des conditions normales de luminosité et de température, ont tendance à s'éveiller de plus en plus tôt jusqu'au mois de janvier environ. Cette tendance s'inverse peu après le solstice d'hiver et les animaux s'éveillent au contraire de plus en plus tardivement de telle sorte que leurs périodes d'activité sont ainsi ajustées au rythme solaire (SAINT GIRONS, 1965). FOLK et coll. (1958), étudiant l'activité de *Citellus* pendant l'hibernation, ont formulé une hypothèse suivant laquelle, pendant la léthargie, des phases régulières de sommeil profond alterneraient avec des phases de sommeil plus léger ; la durée approximative de ces phases serait de 12 heures. Dans ces conditions, quand le cycle lumineux ou les stimuli responsables du réveil coïncident avec la phase de sommeil léger, l'animal peut s'éveiller. Cette hypothèse est séduisante. On peut d'autre part envisager que, lors de son premier réveil en cours d'hibernation, l'animal exposé aux conditions de luminosité normales a pris des repaires de temps (Zeitgeber) qu'il utilise lors du réveil suivant. Si celui-ci n'est pas trop éloigné, il gardera un horaire relativement adapté à celui du soleil. Si par contre, ce réveil est assez éloigné comme cela se produit généralement au milieu de l'hiver où les Lérots peuvent souvent rester plus de 20 jours endormis, on peut admettre que les repaires seront plus flous et l'horaire moins bien adapté.

Nous pouvons donc conclure que la périodicité lumineuse reste, semble-t-il, le facteur exogène le plus important réglant l'horaire de l'activité des Mammifères au cours du sommeil hivernal.

Un autre phénomène est particulièrement net chez les espèces qui présentent un sommeil léthargique. Nous avons vu que le début de l'activité nocturne est lié de façon étroite au coucher du soleil, l'intensité lumineuse agissant comme stimulus régulier apprécié par les individus à l'entrée de l'abri. L'horaire du début de l'activité évolue donc avec les saisons et logiquement il devrait être rigoureusement parallèle à la variation annuelle du coucher du soleil (ou du lever pour les espèces diurnes). C'est en effet ce qui se passe très régulièrement chez les petits Rongeurs non hibernants. La figure publiée par DECOURSEY (1960 *a*) montrant la liaison entre le coucher du soleil et la sortie de *Glaucomys volans* au cours de l'année est particulièrement significative. Il n'en est pas tout à fait de même en ce qui concerne les hibernants. La figure 36 indique chez une femelle de Lérot, *Eliomys quercinus*, étudiée au laboratoire, la liaison existant entre la sortie crépusculaire et le coucher du soleil. On voit que l'adaptation n'est pas parfaite puisqu'au printemps et en automne, le début de l'activité a lieu après le coucher du soleil alors que, pendant l'été, il le précède. D'autre part, on observe un retard d'environ un mois dans le point d'inflexion de la courbe de l'heure du début des sorties par rapport à celle du coucher du soleil. Tout se passe

Source : MNHN, Paris

comme si l'animal subissait un temps de latence avant de s'adapter aux changements du rythme solaire. Nous avons fait des constatations analogues chez *Dryomys nitedula* (Saint Girons et Lenkiewicz, 1965).

Des observations analogues ont été faites chez certaines espèces de Chauves-Souris : Griffin et Welsh (1937) chez *Myotis* et *Pipistrellus* ; Mislin (1912) chez *Myotis myotis* ; Venables (1943) chez *Pipistrellus pipistrellus* ; Eisentraut (1952) chez *Pipistrellus pipistrellus* et *Eptesicus serotinus* ; Twente (1955) chez *Myotis velifer* ; Prakash (1962) chez *Pipistrellus mimus* (1).

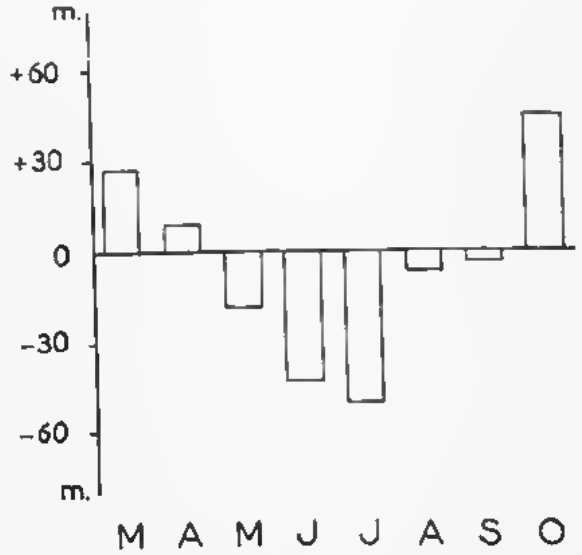

Fig. 36. Relations entre la sortie crépusculaire et le coucher du soleil chez *Eliomys quercinus*.
Abscisses : mois ; ordonnées : temps (en minutes) séparant les deux phénomènes. Les valeurs sont positives si la sortie suit le coucher du soleil, négatives dans le cas contraire.

Il nous semble donc possible d'écrire que l'adaptation au « Zeitgeber » n'est ni parfaite, ni immédiate, chez les Mammifères hibernants. Nous ne pouvons, pour l'instant, proposer d'explication à ce phénomène.

Humidité atmosphérique, pluie, neige

L'humidité atmosphérique et les précipitations jouent sur l'activité un rôle direct. La teneur de l'air en vapeur d'eau est en liaison avec l'intensité lumineuse. La nébulosité exerce une influence marquée sur l'horaire et l'intensité de l'activité comme nous l'avons vu ci-dessus. Il n'est pas toujours aisé de dissocier ces deux facteurs du climat : luminosité et humidité.

(1) D'après les travaux de Neal (1948) et Hainard (1961), le phénomène existe également chez le Blaireau, *Meles meles*.

Source : MNHN, Paris

Au cours de piégeages dans l'ouest de la France, nous avons remarqué qu'une augmentation de l'humidité relative de l'air ne diminuait pas le nombre des captures chez *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*. Ceci confirmait les observations de L. E. Brown (1956) effectuées dans les mêmes conditions. Nous avons remarqué qu'une pluie fine augmente le nombre de captures mais il est difficile dans ce cas de savoir si cet accroissement de l'activité est lié à l'humidité de l'atmosphère ou, ce qui va de pair, à la réduction des amplitudes thermiques journalières (Saint Girons, 1957 *b*). Une pluie légère détermine presque toujours une augmentation du nombre des captures chez *Peromyscus polionotus* (Gentry et Odum, 1957) et *Blarina brevicauda* (Osterberg, 1962). Chez le Campagnol aquatique, *Arvicola sapidus*, nous avons remarqué une influence nette mais indirecte de la pluviosité. Lorsque la pluie est suffisamment forte pour troubler la surface de l'eau, les Campagnols aquatiques ne quittent pas leurs abris (Saint Girons, 1957 *b*). Nous avons émis l'hypothèse que ce repos était dû à la difficulté pour les animaux de trouver leur nourriture submergée dans l'eau agitée par la pluie. D'après Kryltsov (1954), *Microtus socialis* ne quitterait pas son terrier par forte pluie.

Chez l'Ecureuil européen, *Sciurus vulgaris*, nous n'avons pas remarqué d'influence nette de la pluie sur l'activité lorsque les précipitations étaient faibles (crachin breton) mais les fortes averses limitent les mouvements. Hicks (1949) chez une espèce américaine, *Sciurus niger*, avait de même noté la faible influence des pluies légères et du brouillard et l'importance des fortes précipitations. De même chez *Tamiasciurus hudsonicus*, Layne (1954) a observé une recrudescence de l'activité pendant ou juste après une légère pluie. De fortes averses empêchent les Marmottes, *Marmota marmota*, de quitter leurs terriers mais le brouillard ne les gêne pas (Zelenka, 1965).

Chez les Chauves-Souris, Prakash (1962) a noté l'activité de *Pipistrellus mimus* par temps de bruine mais cette espèce ne quitte pas son abri les soirs de pluie et le regagne si un orage survient. Gaisler (1963) a montré chez *Rhinolophus hipposideros* une indifférence totale par rapport à une pluie fine mais une pluie persistante et d'intensité moyenne diminue notablement la durée de l'activité. Pendant les fortes averses les animaux ne sortent pas. Church (1957) a observé une diminution de l'activité par temps humide chez *Pipistrellus pipistrellus*.

On peut donc conclure de ces quelques observations qu'une faible pluviosité ne gêne pas l'activité des espèces diurnes et nocturnes. Elle peut même dans certains cas (petits Rongeurs nocturnes) la stimuler. Par contre, les pluies continues ou les fortes averses agissent comme facteur limitatif.

La couverture de neige joue un double rôle : elle augmente l'humidité du sol et protège du refroidissement par radiation. Les chutes de neige déterminent plutôt une augmentation de l'activité. C'est ainsi que, chez *Peromyscus leucopus*, Belmey (1936) a montré que des individus en semi-liberté présentaient une activité diurne non négligeable lorsque les cages où les animaux étaient élevés contenaient une grande quantité de neige. Rotschild (1956) a observé que, chez *Clethrionomys glareolus*, d'épaisses chutes de neige durant l'hiver déterminent un accroissement

Source : MNHN, Paris

notable de l'activité. JOHNSON et HENDRIKSON (1958) capturaient plus d'exemplaires de *Sylvilagus floridanus* lorsque la neige recouvrait le sol. Chez l'Ecureuil américain, *Sciurus niger*, HICKS (1949) a remarqué que la neige, si elle n'est pas trop épaisse, diminue l'activité à un moindre degré que la pluie. De même, *Tamiasciurus hudsonicus* est plus actif pendant ou juste après une légère chute de neige mais toute activité cesse après une forte chute (LAYNE, 1954).

Ces quelques observations montrent que la neige n'est pas, du moins chez certaines espèces, un facteur limitatif de l'activité. Il resterait à déterminer si cet accroissement de l'activité n'est pas en liaison avec, par exemple, la difficulté pour les animaux de se procurer de la nourriture si une importante couche de neige recouvre le sol. Ceci expliquerait l'augmentation des captures par piégeage. Nous ne possédons pas de données personnelles sur ce phénomène dont l'étude serait intéressante.

Il est possible qu'il existe des espèces indifférentes aux précipitations. CALHOUN (1963) a remarqué que le Surmulot, *Rattus norvegicus*, dans des conditions naturelles, ne manifestait aucune réaction aux conditions hygrométriques.

Température

Bien que les variations thermiques jouent dans l'activité des animaux un rôle plus effacé que la périodicité lumineuse, l'influence de la température est loin d'être négligeable. Presque tous les observateurs qui ont étudié les Mammifères dans la nature ont noté l'action de la température sur la durée et l'horaire des rythmes circadiens de l'activité.

L. E. BROWN (1956), par des piégeages systématiques, a montré une diminution du nombre des captures en liaison avec la baisse de la température chez *Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus*. Chez *Peromyscus polionotus*, GENTRY et ODUM (1957) ont obtenu un nombre proportionnellement plus important de captures pendant les nuits nuageuses à température moyenne que pendant les nuits froides et claires lorsque aucune couverture de nuages ne modère la perte de chaleur du sol par rayonnement. RODE (1929, 1934) a étudié l'influence des variations atmosphériques sur le fouissement chez *Mus musculus*, *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis*. L'intensité du creusement ne semble pas en rapport avec les variations de la température de l'air. Par contre, le creusement augmente lorsque la température s'accroît à la surface du sol ou juste en-dessous, là où les galeries sont habituellement creusées. Dans ce cas, c'est la durée de l'insolation à la surface du sol qui détermine l'échauffement de la couche superficielle et l'augmentation du fouissement. Chez *Rattus norvegicus*, dans les conditions naturelles, une diminution de la température induit, dans l'ensemble, une diminution de l'activité (CALHOUN, 1963). Les variations thermiques jouent un rôle net chez *Eliomys quercinus* et la durée de l'activité augmente en fonction de la température (SAINT GIRONS, 1960 *a*). Chez un Rongeur diurne d'Afrique du Nord, *Lemniscomys barbarus*, le froid affecte peu l'horaire

Source : MNHN, Paris

mais la durée de l'activité diminue très sensiblement quand la température s'abaisse et les périodes d'activité ont tendance à se fragmenter (LENKIEWICZ et SAINT GIRONS, 1964). Ces constatations sont en accord avec celles de ZOLLHAUSER (1958) chez *Mus musculus* et *Apodemus sylvaticus*. Cet auteur constate une liaison directe entre l'augmentation de la température et l'accroissement de l'activité ; un froid modéré a l'effet opposé. Par contre, un froid intense augmente l'activité. A basses températures, on observe une alternance rapide des périodes d'activité et des périodes de repos. Mc CLEARY et MORGAN (1946) ont montré que chez le Rat au laboratoire, l'intensité du comportement d'amassement varie en fonction inverse de la température. Chez les hibernants, la température joue également un rôle dans la fréquence des réveils spontanés au cours de l'hibernation. Des recherches effectuées chez *Eliomys quercinus* ont montré que les animaux en léthargie s'éveillent de préférence lorsque la température de l'air augmente (GABE et coll., 1963).

Les variations thermiques peuvent également influencer l'horaire de l'activité chez les petits Rongeurs. CALHOUN (1945 *b*), étudiant le rythme de l'activité de *Microtus ochrogaster* et *Sigmodon hispidus* au laboratoire, a mis en évidence l'influence de la température. HATFIELD (1935) étudiant dans la nature un Campagnol américain, *Microtus californicus*, a remarqué que cette espèce, normalement nocturne en plaine, peut présenter une certaine activité diurne en montagne quand la température est plus fraîche. L'auteur en conclut que le rythme d'activité peut être modifié par les conditions locales de température. Le même auteur, en 1940, a remarqué chez d'autres espèces américaines, *Microtus pennsylvanicus* et *Peromyscus maniculatus*, une diminution de l'activité en liaison directe avec la température. En même temps, la consommation de nourriture augmente. *Microtus pennsylvanicus*, par exemple, se nourrit toutes les 2 ou 4 heures pour des températures comprises entre 0° et 28 °C. Cette périodicité disparaît à 30 °C. A une température voisine de 0°, la périodicité se maintient mais la longueur de chaque bouffée d'activité est considérablement raccourcie. Ces constatations sont à rapprocher de celles effectuées chez des Muridés par ZOLLHAUSER (1958) et LENKIEWICZ et SAINT GIRONS (1964). Chez *Microtus socialis*, KRYLTSOV (1954) a observé par temps couvert et froid, une répartition de l'activité sur l'ensemble du nycthémère avec pourtant une préférence nocturne. Quand des jours beaux et chauds alternent avec des gelées nocturnes, les Campagnols sont plus actifs pendant le jour. Lors d'un temps variable, l'activité diurne est presque égale ou légèrement supérieure à l'activité nocturne. La durée totale des sorties augmente nettement quand la température décroît. Cette dernière observation semble en contradiction avec la majorité des constatations faites dans la nature, mais il est possible qu'il s'agisse de températures très froides, obligeant les individus à augmenter leur activité pour se réchauffer (voir à ce sujet ZOLLHAUSER, 1958) et à trouver une plus grande quantité de nourriture pour assurer leur thermo-régulation. Cette contradiction n'est donc peut-être qu'apparente. Les recherches que nous avons pu faire dans la région bretonne concernent essentiellement l'influence de la température atmosphérique sur le nombre moyen de captures chez *Apodemus*

Source : MNHN, Paris

sylvaticus, *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agrestis*. Lorsque la température moyenne augmente de 2° à 9 °C, le nombre de captures s'accroît parallèlement puis il se stabilise pour des températures moyennes plus élevées. Si la température minimale de la nuit augmente (observations effectuées entre 0° et 16 °C) le nombre des captures de petits Rongeurs augmente. Par contre, les variations de la température maximale (observations effectuées entre 5° et 20 °C), ne semblent pas se refléter sur le nombre des captures. Nous avons trouvé une relation entre le nombre des captures et l'amplitude thermique au cours des 24 heures précédentes. Lorsque les amplitudes thermiques sont accentuées, c'est-à-dire lorsque les nuits claires et fraîches alternent avec des journées chaudes et ensoleillées, le nombre des captures diminue. Le plus grand nombre de captures se produit lorsque les amplitudes thermiques sont faibles ou nulles c'est-à-dire, en Bretagne, essentiellement par temps pluvieux. Dans ce cas, il est difficile d'attribuer le rôle déterminant à la température ou à la pluviosité. Il semble que ces deux facteurs du « temps » ne peuvent être dissociés (Saint Girons, 1957 *b*). Chez le Lérot, *Eliomys quercinus*, plus la température s'élève, plus le rapport : $\frac{\text{activité nocturne}}{\text{activité diurne}}$ augmente, c'est-à-dire que les individus concentrent leur activité pendant les heures d'obscurité.

On peut penser que, vu leur genre de vie, les Ecureuils sont plus dépendants de la température que les Mammifères souterrains. En Bretagne, nous avons au contraire remarqué une relative indépendance de *Sciurus vulgaris* par rapport à la température. 70% des sorties observées correspondaient à des températures atmosphériques variant entre 9° et 18 °C. Aucune activité n'a été observée lorsque la température dépassait 25 °C. Par contre, le froid ne semble pas limiter beaucoup l'activité puisque les sorties ont été constatées alors que le thermomètre indiquait 2 ou 3 °C au-dessous de 0 °C. Chez *Tamiasciurus hudsonicus*, en Alaska, Benton (1958) a observé que l'activité augmente pendant l'hiver lorsque la température s'élève. La même observation a été faite par Layne (1954). DeCoursey (1960 *a*) a remarqué que, dans des conditions d'obscurité permanente les fluctuations cycliques de la température ne modifiaient pas le rythme libre chez *Glaucomys volans*. Dans quelques cas cependant, on observe une inhibition de l'activité pendant les périodes chaudes. Browman (1943) a maintenu des Rats albinos dans des conditions lumineuses constantes (L.L. d'une part, D.D. d'autre part). Il a remarqué que les variations thermiques nycthémérales jouent le rôle de « Zeitgeber ». Le maximum d'activité apparaît en période fraîche chez les femelles adultes normales. Il semble donc que la température soit un facteur du rythme circadien de l'activité beaucoup moins déterminant que la lumière mais pourtant non négligeable.

Chez le Rat musqué, *Ondrata zibethicus*, espèce ordinairement nocturne, Darchen (1964) a noté en semi-liberté une activité diurne lorsque le temps est froid et ensoleillé. Il émet l'hypothèse que les individus se chauffent au soleil. Par contre, l'activité diminue par forte gelée.

L'influence de la température sur l'activité des Insectivores et des Chéiroptères a également été étudiée par différents auteurs. L'activité

Source : MNHN, Paris

des Musaraignes, *Sorex araneus* et *Sorex minutus*, diminue lorsque la température est basse (Rotschild, 1956). Au laboratoire, l'intensité de l'activité augmente parallèlement à la température chez le grand Murin, *Myotis myotis* (Kowalski, 1955). Church (1957) a montré que *Pipistrellus pipistrellus* ne sort pas par temps froid. Nyholm (1957) a décrit chez *Myotis mystacinus*, des départs individuels de l'abri pendant la journée au cours du printemps et de l'automne. Il pense qu'il s'agit là d'une adaptation au climat froid de la Finlande qui oblige les animaux à chasser pendant les heures les plus chaudes au moment où les Insectes servant de nourriture sont actifs.

W. H. Marshall (1936) a remarqué, chez le Vison américain, *Mustela vison*, une absence d'activité durant les périodes de basses températures qui suivent les chutes de neige. Altmann (1952) a mis en évidence chez le Cerf d'Amérique du Nord, *Cervus canadensis*, l'importance de la température dans les déplacements des hardes. Les individus semblent rechercher la fraîcheur à l'abri des forêts pendant les heures chaudes de la journée.

Les données que nous avons résumées ci-dessus montrent que, dans l'ensemble, les fortes chaleurs comme les froids vifs limitent l'activité. Il semble d'autre part qu'un abaissement considérable de la température joue en sens contraire en augmentant l'activité des animaux. Dans ce cas, les individus se nourrissent plus souvent et leurs périodes activité-repos se succèdent plus rapidement. Chez les hibernants, les réveils au cours de la léthargie se produisent quand la température augmente mais un refroidissement brutal peut également déterminer un réveil (Gabe et coll., 1963, chez *Eliomys quercinus* ; Gruet et Dufour, 1949, chez des Chauves-Souris cavernicoles). Il semble que les Mammifères soient d'autant plus actifs que les températures extérieures sont plus proches de celles de leurs abris. On peut constater en effet que les petits Rongeurs nocturnes, par exemple, subissent dans leurs galeries des variations microclimatiques atténuées et retardées. Ils quittent ces terriers sensiblement au moment où les conditions de la température extérieure sont les mêmes que dans les galeries. Ils regagnent leurs abris au moment où, en sens inverse, les deux courbes thermiques se recoupent (fig. 37). Il convient de noter que ces dernières observations ont été faites dans le bocage de l'ouest de la France et qu'il existe bien entendu, des variations importantes en latitude et en altitude.

Vent

Les relations entre l'intensité du vent et l'activité ont surtout été étudiées chez les Rongeurs arboricoles (Ecureuils) et les Chauves-Souris.

Dans l'ouest de la France, nous avons remarqué que seul un vent fort limite l'activité de l'Ecureuil, *Sciurus vulgaris*. D'après Hicks (1949), l'activité de *Sciurus niger* est inversement proportionnelle à la vitesse du vent. Cette observation a été confirmée par les travaux de Layne (1954) concernant une autre espèce américaine, *Tamiasciurus*

Source : MNHN, Paris

hudsonicus, chez laquelle un vent fort limite également l'activité. Dans ces conditions, les individus passent plus de temps sur le sol ou dans les endroits abrités.

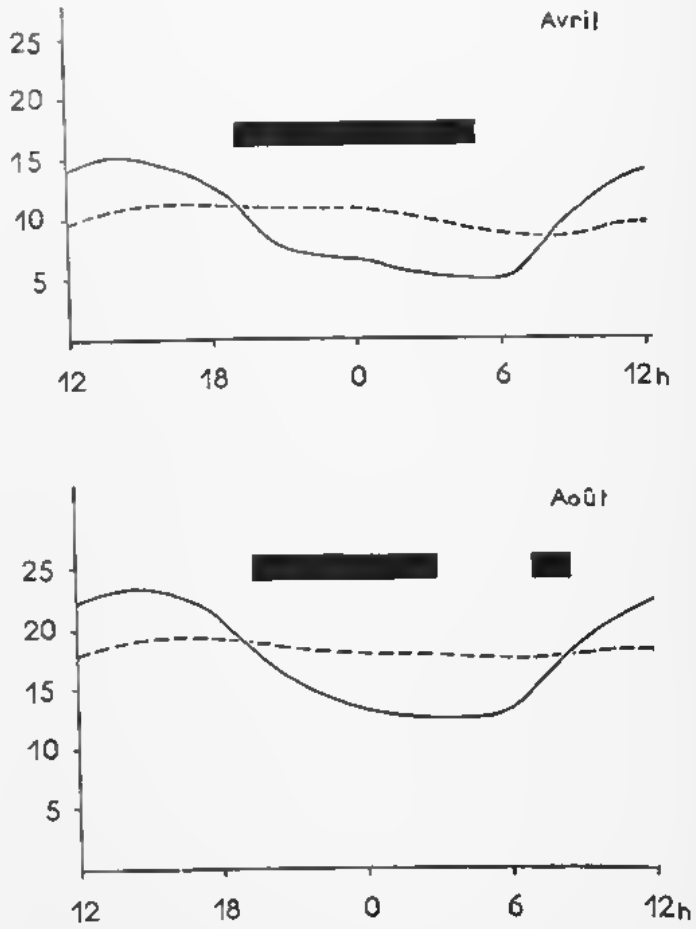

Fig. 37. — Horaire schématique de l'activité de *Clethrionomys glareolus* par rapport à la température, dans l'ouest de la France. En traits continus : température de l'air en traits discontinus : température d'une galerie à 20 cm de profondeur.

Le vent limite l'activité des Chauves-Souris ainsi que l'ont observé, par exemple, Church (1957) chez *Pipistrellus pipistrellus* et Gaisler (1963) chez *Rhinolophus hipposideros*. On trouve dans le travail de L. Hansen (1946) des précisions intéressantes concernant l'influence du vent sur l'horaire de l'envol crépusculaire et du retour au gîte matinal chez *Eptesicus serotinus*, *Myotis daubentoni* et *Pipistrellus pipistrellus*. Chez ces trois espèces, les sorties crépusculaires sont d'autant plus précoces que le temps est calme.

Nous ne connaissons pas de travaux relatifs à l'influence du vent sur l'activité des Rongeurs souterrains. Au cours d'expérience de piégeages dans l'ouest de la France, nous n'avons pas remarqué que le vent, même fort, limitait le nombre de captures de *Apodemus sylvaticus*,

Source : MNHN, Paris

Clethrionomys glareolus et *Microtus agrestis*. Toutes choses égales par ailleurs, nous avons effectué un nombre moyen de capture de 3,3 par nuit de vent modéré et de 2,3 par nuit de calme. Par contre, l'influence du vent sur l'activité d'*Arvicola sapidus*, le Campagnol aquatique, nous semble évidente. On n'observe jamais de Campagnols dans l'eau lorsque celle-ci est agitée par un vent assez fort (Saint Girons, 1957 *b*). Chez les Cervidés, une forte brise, surtout si elle est fraîche, favorise l'activité en diminuant le nombre des Insectes piqueurs (Altmann, 1952).

Dans l'ensemble, il résulte de ces observations, que le vent agit comme facteur limitatif de l'activité. Ceci peut s'expliquer aisément chez les Chauves-Souris qui, par temps de grand vent, trouvent sans doute moins d'Insectes au cours des chasses nocturnes et éprouvent également de la difficulté à voler et à localiser les proies. Chez l'Ecureuil, les déplacements dans les arbres sont rendus plus difficiles si ceux-ci sont agités. De plus, on peut penser que, chez les Rongeurs macrosmates, le vent, dispersant les odeurs, rend la localisation de la nourriture plus difficile. Il convient toutefois de noter que, sous la végétation, à la surface du sol, l'action du vent est très limitée. Quant au Campagnol aquatique, nous pensons que l'agitation de l'eau ne lui permet pas de repérer sa nourriture submergée et, de ce fait, limite son activité. Il est également possible que les déplacements dans l'eau soient rendus plus difficiles quand celle-ci est agitée. Sharp et Sharp (1956), en étudiant l'activité de *Procyon lotor*, dans le Nebraska, ont remarqué que les individus de cette espèce possèdent un sens aigu de l'approche du danger pendant les nuits calmes et le perdent pendant les nuits de vent.

Pression barométrique

Nous ne connaissons que peu de travaux concernant les rapports entre l'activité des Mammifères et la pression barométrique. Johnson et Hendrickson (1958) rapportent que les captures de *Sylvilagus floridanus* sont plus fréquentes durant les périodes d'augmentation ou de chute de la pression barométrique que pendant les périodes où celle-ci demeure constante. Chez la même espèce, ces auteurs ont mis en relation la valeur de la pression barométrique relevée à minuit et le nombre d'animaux capturés dans les pièges au cours de la nuit. Ils ont remarqué que le nombre des captures était légèrement plus important au cours des nuits où la pression barométrique était élevée.

On doit à Prakash (1960) une curieuse observation concernant la disparition d'une Pipistrelle asiatique, *Pipistrellus mimus*, dans l'heure qui précède un fort orage que rien ne fait prévoir, sauf la chute du baromètre. L'auteur ne fournit aucune explication, mais il est possible que la rentrée des Chauves-Souris dans leurs refuges soit en rapport avec la baisse brutale et accentuée de la pression atmosphérique. Sharp et Sharp (1956) ont observé des phénomènes analogues chez *Procyon lotor*.

Source : MNHN, Paris

On sait que la pression atmosphérique présente des variations au cours du nycthémère (de Martonne, 1932). Elle est minimale à la fin de la nuit puis passe par un maximum entre 8 heures et 10 heures, baisse à nouveau et présente un second maximum en fin de soirée. On peut remarquer que, dans l'ensemble, l'activité des petits Rongeurs débute au moment du maximum de fin de journée et se termine juste après le minimum nocturne. Certaines espèces ont au début de la matinée une phase d'activité *(Clethrionomys glareolus)*. Il s'agit peut-être là d'une simple coïncidence mais le problème mériterait peut-être de retenir l'attention des naturalistes.

Les quelques observations effectuées chez les Mammifères laissent penser que l'influence de la pression atmosphérique n'est peut-être pas négligeable. Dans l'ensemble, une augmentation dans la pression atmosphérique correspond à une intensification de l'activité tandis qu'une diminution se traduit par un repos relatif.

Changements dans les conditions atmosphériques

Nous avons vu que les divers éléments du milieu climatique dans lequel évoluent les Mammifères sont capables d'agir directement sur l'intensité et l'horaire de l'activité. Certaines observations conduisent à penser que des changements de ces facteurs dans l'un ou l'autre sens influeraient également sur l'activité.

Tous les naturalistes ont pu remarquer l'abondance relative des animaux visibles après une averse succédant à une longue sécheresse. Altmann (1952) a noté, chez *Cervus canadensis*, des changements importants dans les déplacements au moment des orages, de la pluie, du grésil ou d'autres changements marqués dans les conditions atmosphériques. Gentry et Odum (1957) au cours de piégeages chez *Peromyscus polionotus*, ont remarqué une diminution du nombre de captures lorsque les conditions atmosphériques restaient inchangées pendant une période de 3 jours. Les observations que nous avons pu faire à propos des captures de Rongeurs dans l'ouest de la France confirment les données de ces auteurs. Chez l'Ecureuil américain, *Tamiasciurus hudsonicus*, Hamilton (1939 *a*) a observé que les individus étaient très actifs juste avant les tourmentes de neige et Layne (1954) écrit qu'une période chaude succédant à une période froide stimule l'activité de cette espèce. Comme nous l'avons déjà noté, Johnson et Hendrickson (1958), chez *Sylvilagus floridanus*, ont pu établir une relation positive entre le succès du piégeage et les périodes accompagnant ou précédant immédiatement une élévation barométrique.

Il est donc possible que tout changement agisse sur l'activité, généralement en la stimulant. Dans beaucoup de cas (pluie après un temps sec par exemple) l'augmentation de l'activité est probablement en rapport avec la nourriture disponible ou les besoins des animaux en eau.

Source : MNHN, Paris

Nourriture

PETTER (1961) a noté qu'une activité nocturne va généralement de pair avec une alimentation granivore chez les Rongeurs sahariens. En région tempérée, les Muridés granivores sont presque exclusivement nocturnes *(Apodemus)*. Par contre, les espèces se nourrissant principalement des parties vertes des plantes sont à la fois diurnes et nocturnes *(Microtus, Clethrionomys)*.

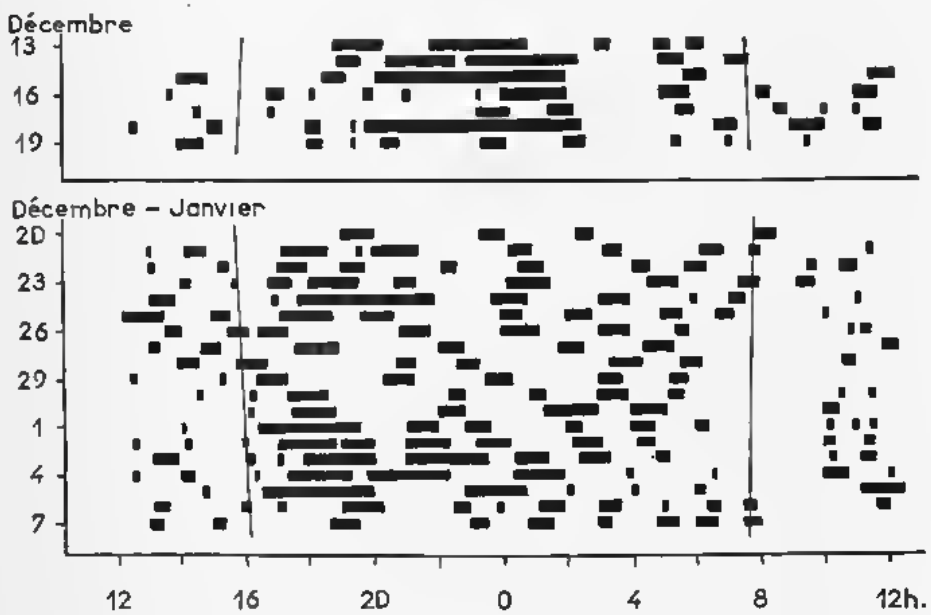

FIG. 38. — Actogrammes d'un exemplaire de *Micromys minutus* disposant de nourriture seulement dans la journée, du 13 au 20 décembre, normalement approvisionné ensuite. Comparer avec la figure 17.

L'influence de la nourriture sur l'horaire et l'intensité de l'activité a été observée aussi bien dans la nature qu'en captivité. KLEITMAN (1949) a montré que la nourriture constituait avec les conditions lumineuses, le facteur exogène réglant l'horaire des rythmes circadiens aussi bien que celui des rythmes à court terme (voir aussi RICHTER, 1927, chez le Rat de laboratoire et les travaux de NOTHDURFT et de ses collaborateurs chez la Souris). Nous avons pu mettre en évidence l'importance de la nourriture chez plusieurs espèces en actographe.

Une série d'observations a été effectuée chez le Rat des moissons, *Micromys minutus*, le Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* et la Crocidure, *Crocidura russula*. On peut les résumer comme suit : les animaux bien nourris montrent un rythme d'activité principalement nocturne, suivant un horaire régulier ; au contraire, les individus peu nourris montrent un allongement de la période d'activité et les individus qui étaient nocturnes peuvent montrer une activité diurne très accen-

Source : MNHN, Paris

tuée (fig. 38-39). C'est là que se trouve, à notre avis, l'explication de l'activité uniquement nocturne que nous avions observée chez *Crocidura russula*, alors que, classiquement, cet animal est donné comme aussi bien diurne que nocturne. Il est possible que, très bien nourris, les individus de nos expériences soient uniquement nocturnes. En changeant l'heure du dépôt de la nourriture (le matin au lieu de l'après-midi) et en ôtant toute nourriture pendant la nuit, nous avons obtenu chez cette espèce, comme chez *Micromys minutus*, un tout autre aspect du rythme

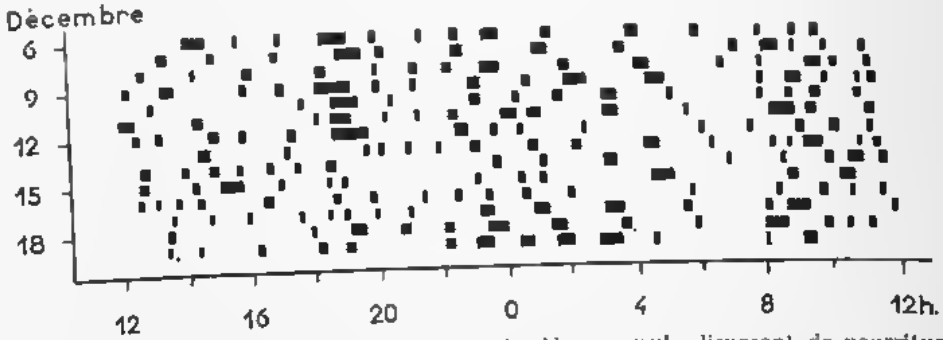

Fig. 39. — Actogrammes d'un individu de *Crocidura russula* disposant de nourriture uniquement dans la journée. Comparer avec la figure 26.

de l'activité. Les Crocidures sont devenues à la fois diurnes et nocturnes Il convient toutefois d'observer que, bien que très plastique, le schéma de l'activité n'a pas été complètement bouleversé. Les individus sont certes sortis pendant la journée, mais ils n'ont pas cessé toute activité nocturne pour concentrer leurs mouvements pendant la période au cours de laquelle ils pouvaient disposer de nourriture. De plus, après cette expérience, le Rat des moissons, en conditions redevenues normales, a conservé une activité diurne non négligeable (Saint Girons, 1959). Nous supposons que le schéma endogène de leur activité est principalement nocturne mais que leur grand besoin de nourriture dû à leur métabolisme élevé, les « oblige » à chercher, de jour comme de nuit, leur nourriture dans la nature lorsque celle-ci n'est pas extrêmement abondante. On verra plus loin que, chez des Chauves-Souris, Kowalski (1955) a fait des observations analogues.

L'influence de la nourriture sur le rythme d'activité a surtout été étudiée chez le Rat albinos *(Rattus norvegicus)*. Lorsqu'il est bien nourri, le Rat a une activité principalement nocturne. Si la nourriture devient rare, il peut aussi être actif de jour (Chitty et Shorten, 1946 ; Chitty et Southern, 1954). Ceci confirme les résultats de Shirley (1928 *a*) qui avait remarqué l'absence presque totale de rythme circadien de l'activité chez des Rats peu nourris. En ce qui concerne les relations entre l'intensité de l'activité locomotrice et la nourriture, Anderson et Smith (1927), cités par Calhoun (1945 *a*, 1946), ont remarqué que les Rats insuffisamment nourris ne montrent pas de changements dans l'intensité de l'activité. Strong (1957) a mis en relation l'intensité de l'activité et la privation de nourriture. Ses résultats ne sont pas très

Source : MNHN, Paris

concluants. Il semble exister des variations individuelles importantes. Cet auteur a pu mettre en évidence l'activité plus grande des femelles affamées par rapport aux mâles. RICHTER (1922) a observé l'activité chez des Rats privés de nourriture mais approvisionnés en eau. Pendant les 3 premiers jours de jeûne, l'activité augmente. Elle diminue ensuite progressivement et cesse le huitième jour. Chez *Sigmodon hispidus*, au laboratoire, CALHOUN (1945 *b*) a montré que l'activité spontanée dans un tourniquet change peu chez des animaux sous-alimentés pendant 5 jours puis laissés sans nourriture pendant trois autres. L'activité augmente nettement à l'emplacement de nourriture ainsi qu'à l'intérieur du nid.

Les observations sur le Rat au laboratoire nous renseignent surtout sur l'importance de la nourriture par rapport à l'intensité de l'activité. Celles faites dans la nature (et confirmées en actographe) mettent généralement l'accent sur l'influence de la nourriture sur l'horaire de l'activité.

En étudiant, dans la nature, l'activité de *Microtus californicus*, O. P. PEARSON (1960 *a*) a remarqué que ces Campagnols, sans distinction de sexe ou d'âge, sont actifs à toute heure du jour et de la nuit, en automne, en hiver et au printemps. Par contre, pendant l'été, la plus grande partie de l'activité est concentrée dans les 4 heures qui suivent le lever du soleil. L'activité estivale n'est contrôlée ni par la lumière, ni par la température, ni par l'évaporation mais, d'après l'auteur, elle est probablement déterminée par la possibilité pour les animaux de se procurer de la rosée dans les premières heures de la matinée (voir aussi le travail de NICHTER, 1957 sur *Dipodomys panamintinus*). Chez *Microtus socialis*, KRYLTSOV (1954) a noté que, lorsque les conditions alimentaires deviennent moins bonnes, l'activité diurne augmente. Chez le Campagnol aquatique, *Arvicola sapidus*, on observe des sorties courtes et peu nombreuses lorsque la nourriture est proche et abondante ; si au contraire les animaux ne peuvent se procurer la nourriture qu'avec une certaine difficulté, les sorties sont nettement plus longues et la durée totale de l'activité augmente (SAINT GIRONS, 1957 *b*). La nourriture joue également un rôle dans les réveils spontanés des hibernants, au cours du sommeil léthargique. Des Lérots aboudamment approvisionnés en nourriture au cours de l'hiver s'éveillent plus souvent que les témoins privés de nourriture.

L'influence de la nourriture semble plus importante sur l'activité des Insectivores que sur celle des Rongeurs. GODET (1951) a mis en évidence le rôle de la nourriture dans l'horaire de la première période active des Taupes, *Talpa europaea*. Chez une espèce américaine, ARLTON (1936) avait également remarqué les relations entre l'activité des Taupes et les déplacements verticaux des Vers de terre. MILLER et BOND (1960) notent également que l'activité de fouissement chez *Thomomys talpoïdes* (Rongeur Geomyidae) semble en relation avec la nourriture et la saison d'accouplement et non les précipitations.

Chez les Chauves-Souris, ALTUM (1872) considère que la quantité d'Insectes nocturnes apparaissant au cours des différentes saisons de l'année peut être un facteur important affectant l'horaire de l'envol crépusculaire. MISLIN (1942) estime que les conditions atmosphériques

Source . MNHN, Paris

et la quantité d'Insectes sont les facteurs principaux gouvernant l'activité nocturne de *Myotis myotis*. Gaisler (1963) fait remarquer que, lorsque les Insectes sont rares, au printemps et en automne, les individus de certaines espèces peuvent chasser même en plein jour. Un tel comportement a, par exemple, été observé chez *Nyctalus noctula* par Ryberg (1947) et Löhrl (1955). Nyholm (1957) a observé une activité diurne chez *Myotis mystacinus* au début et à la fin de l'été. En juin, cette Chauve-Souris est nocturne. Des sorties diurnes chez ces espèces seraient peut-être en rapport avec leurs besoins en nourriture. Kowalski (1955) a remarqué que le rythme de l'activité est profondément perturbé lorsque les individus de *Myotis myotis* sont affamés. Il a également noté l'importance chez cette espèce, de l'heure du dépôt de la nourriture en captivité. Nourris au début de la période obscure, des animaux en conditions L.D. normales ont, comme nous l'avons indiqué plus haut, deux périodes d'activité, la principale au coucher du soleil, une seconde plus faible au lever du soleil (fig. 40). Si les Murins sont nourris au début

Fig. 40. — Changements dus à l'heure du dépôt de nourriture (flèches) dans l'horaire de *Myotis myotis* (d'après les données de Kowalski, 1955).

de la période lumineuse, le rythme est bouleversé. Une importante période d'activité apparaît après le dépôt de la nourriture, une seconde, moins nette, au coucher du soleil (voir aussi Shirley, 1928, chez *Rattus norvegicus* ; Saint Girons, 1959, chez *Crocidura russula* et *Micromys minutus*).

Outre la quantité de nourriture, la composition de celle-ci joue également un rôle. Grodzinski (1962-1963) étudiant l'activité de *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys glareolus* et *Microtus agreslis* a montré que, lorsque le régime est pauvre en calories, le rythme est beaucoup moins régulier. Il est nettement plus tranché quand le régime a un haut pouvoir calorifique. Slonaker (1912 *a*) a montré que les Rats omnivores vivent plus longtemps que les végétariens, sont en meilleure santé, pèsent plus lourd et manifestent 5 fois plus d'activité environ.

Ces observations montrent que, si un animal ne dispose que d'une quantité insuffisante de nourriture, ou d'un régime à faible pouvoir calorifique, il peut ne plus observer une périodicité circadienne de l'activité. Dans les actographes, où les animaux sont généralement bien nourris, ils montrent sans doute leurs préférences endogènes pour un type ou l'autre d'horaire (diurne, nocturne, crépusculaire, etc.). Par contre, il peut arriver que, dans la nature, ne trouvant pas à leur disposition une grande quantité de nourriture, ils manifestent une activité apériodique. Ceci est peut-être particulièrement net dans les régions à hivers froids. Dans ces conditions, on conçoit que les animaux deviennent aussi bien diurnes que nocturnes. Par contre, en Bretagne,

Source : MNHN, Paris

où la température descend rarement au-dessous de 0 °C, les Mammifères trouvent de la nourriture toute l'année et il est possible qu'ils puissent demeurer nocturnes ce qui expliquerait les différences trouvées dans les observations concernant les mêmes espèces en Bretagne et en Europe centrale ou orientale.

Prédateurs, concurrents

Dans certains cas, les prédateurs peuvent jouer un rôle en limitant les sorties de leurs proies. Bien que ces relations soient difficiles à analyser, on trouve cependant quelques observations intéressantes dans la bibliographie relative aux Mammifères.

Chez une Taupe américaine, *Parascalops breweri*, Hamilton (1939 *b*) a remarqué une activité un peu plus accentuée pendant la journée que pendant la nuit. Il attribue ce phénomène à l'action des prédateurs qui se fait plus sentir au cours de la nuit, lorsque les animaux sortent pour chercher leur nourriture.

Andrzejewski et Olszewski (1963), étudiant les relations interspécifiques entre *Apodemus flavicollis* et *Clethrionomys glareolus*, ont remarqué que les Mulots attaquent les Campagnols lorsque les deux espèces se rencontrent sur un terrain donné, par exemple un dépôt de nourriture. Ce phénomène peut avoir une influence sur l'horaire de ces espèces lorsqu'elles occupent les mêmes biotopes. En Afrique du Nord, le Mulot, *Apodemus sylvaticus*, rentre également en concurrence avec un autre Muridé, *Lemniscomys barbarus*, vis-à-vis duquel il se montre agressif (Ducrot, *in verbis*). Il est possible que cette concurrence présente quelque rapport avec l'horaire des deux espèces. Le Mulot est uniquement nocturne, le Rat rayé, *Lemniscomys barbarus*, est principalement diurne.

Hamilton (1937) avait émis une hypothèse analogue en ce qui concerne l'activité de *Microtus pennsylvanicus*. Ces observations sont sans doute à rapprocher de celles de Knyltsov (1954) qui a montré que, chez *Microtus socialis*, les sorties diurnes sont plus fréquentes quand la végétation permet à l'animal de suivre des couloirs abrités. Dans ce cas, il nous semble que deux phénomènes peuvent jouer, d'abord la protection vis-à-vis des prédateurs et ensuite le désir de l'animal, généralement photophobe, de demeurer à la pénombre.

Altmann (1952) a noté l'importance de la présence des Insectes dans les déplacements de *Cervus canadensis*. L'absence de Moustiques et de Mouches peut jouer un rôle important dans les retours en fin de journée aux pâturages des collines.

II. — FACTEURS ÉTHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

Même lorsque les conditions du milieu restent constantes, on observe dans l'activité des Mammifères, des variations qui sont en rapport avec

Source : MNHN, Paris

le sexe, l'âge, l'activité sexuelle ou l'état de santé des individus. L'activité d'un spécimen isolé diffère aussi de celle d'un animal intégré dans un groupe et, chez les espèces sociales, la place d'un individu dans la hiérarchie conditionne plus ou moins l'horaire et l'intensité de son activité.

Sexe

Toutes conditions égales par ailleurs, il existe généralement une différence dans l'horaire des mâles et des femelles d'une même espèce. Chez les petits Mammifères, l'activité des femelles est plus irrégulière que celle des mâles. Elles ont, au cours de 24 heures, un nombre plus grand de bouffées d'activité et de périodes de repos. Ces observations ont été faites chez *Clethrionomys rufocanus* (Peiponen, 1962). Elles ont confirmé les résultats que nous avions obtenus chez *Crocidura russula* et *Clethrionomys glareolus* (Saint Girons, 1959, 1960 *b*, 1961). Chez certaines espèces, principalement nocturnes, les femelles sont plus diurnes que les mâles (Saint Girons, 1960 *b*, 1961 ; A. M. Pearson, 1962 chez *Clethrionomys glareolus*). C'est le cas inverse qui se produit chez d'autres espèces (A. M. Pearson, 1962, chez *Clethrionomys rufocanus*).

L'intensité de l'activité peut aussi varier avec le sexe. Hitchcock (1925) a remarqué que, chez le Rat, au laboratoire, l'activité des mâles atteint seulement 56% de celle des femelles. C'est ce qui se passe aussi chez *Clethrionomys rufocanus* (A. M. Pearson, 1962) alors que chez l'espèce voisine, *Clethrionomys glareolus*, les mâles sont plus actifs que les femelles (Saint Girons, 1960 *b*, 1961 ; A.M. Pearson, 1962).

Il semble qu'on ne puisse pas tirer de conclusion générale de ces observations très fragmentaires. On peut retenir simplement que des différences existent entre l'horaire et l'intensité de l'activité chez les deux sexes mais que ces différences ne s'exercent pas toujours dans le même sens et constituent selon toute vraisemblance un caractère spécifique.

Age

L'influence de l'âge sur l'activité a été mise en évidence chez les Rongeurs de laboratoire.

Calhoun (1945 *a*, 1946) a montré que la tendance a une activité nocturne se développe avec l'âge chez *Rattus norvegicus* (voir également les travaux de Slonaker, 1912 *b*, et de Richter, 1922, 1927). Nous résumons brièvement ces données.

Au moment du sevrage, les jeunes Rats sont seulement légèrement nocturnes ; ils peuvent être en activité pendant presque toute la durée des 24 heures. A partir du 8e mois, toute l'activité est concentrée pendant les heures de la nuit. Ce phénomène se poursuit pendant les 11 premiers mois mais ensuite la période d'activité se trouve peu à peu décalée de

Source : MNHN, Paris

plusieurs heures. C'est ainsi que l'activité s'effectue entre 19 heures et 3 heures le 11e mois, entre 15 heures et 3 heures au cours du 21e mois. La perte de la rythmicité s'accentue le 24e mois jusque peu avant la mort par sénilité, époque au cours de laquelle l'activité est à peu près arythmique. Durant la vieillesse, les bouffées d'activité sont courtes et séparées par de longues périodes de repos.

L'âge auquel se manifeste le maximum d'activité varie selon les auteurs entre le 75e et le 390e jour. Il convient de préciser que ce maximum se produit toujours pendant la période où les Rats sont très nocturnes avec un rythme bien tranché.

Les observations de Zollhauser (1958) concernant les Souris de laboratoire confirment celles qui ont été faites chez les Rats. Les Souris acquièrent leur rythme bimodal normal avec l'âge, l'activité des jeunes est arythmique. Des Souris âgées de 16 jours sont actives sans maximum net pendant toute la durée du jour, à l'exception de quelques heures au cours de la matinée. A 18 jours, les animaux commencent à concentrer leur activité dans l'après-midi et la nuit. A 5 semaines, les Souris ont acquis un rythme circadien net comportant deux périodes d'activité maximale, l'une au coucher du soleil, la seconde vers minuit, avec un repos très accentué vers 21 heures et une faible activité matinale. Layne (1954) a observé chez les adultes de *Tamiasciurus hudsonicus*, une activité diurne suivant un rythme bimodal (2 maxima, le premier dans les 2 heures qui suivent le lever du soleil, le second avant le crépuscule). Cet auteur a constaté que l'horaire des jeunes semble moins régulier que celui des adultes au cours du mois qui suit le départ du nid. Au printemps et en été, les jeunes, âgés de 12 à 14 semaines, se nourrissent à toute heure du jour.

L'absence de rythme circadien chez les nouveau-nés est maintenant une notion bien établie. Il est possible que, chez les individus très jeunes, les besoins en nourriture à intervalles rapprochés déterminent la prédominance des rythmes de métabolisme à court terme sur le rythme circadien de l'activité. Ce dernier ne peut s'établir vraiment que chez les adultes dont les besoins en nourriture sont moins impérieux. L'évolution est très progressive et on peut penser que l'ouverture des yeux d'une part, la sortie des terriers d'autre part, jouent un rôle non négligeable dans la concentration de l'activité à l'intérieur d'une période donnée. Les nouveau-nés adoptent les horaires d'activité de leurs parents ainsi que l'ont montré les travaux de Johnson (1926) chez deux espèces de *Peromyscus*. Des jeunes nés et maintenus en D.D. avec leurs parents adoptent la périodicité de ceux-ci, même si elle n'est pas en phase avec la photopériode théorique.

L'absence de périodicité accompagne aussi la sénilité. Il est facile de le constater dans les élevages. Il est possible que, chez certaines espèces, les individus âgés recherchent à l'extérieur des conditions microclimatiques qu'ils ne trouvent pas dans leurs terriers. C'est ainsi qu'une Pachyure étrusque, *Suncus etruscus*, très âgée, passait une grande partie du nycthémère hors de son abri, sous une lampe chauffante. Il n'en était pas de même auparavant (Saint Girons, 1957 *a*). Nous avons fait des observations analogues chez *Clethrionomys glareolus*.

Il convient de remarquer que le mauvais état de santé a le même

Source : MNHN, Paris

effet sur l'horaire de l'activité. Dans nos élevages, lorsqu'un animal adulte présente une arythmie prolongée de l'activité, il succombe généralement en quelques jours. Des observations de ce type ont été faites particulièrement chez *Crocidura russula* et *Clethrionomys glareolus*, mais il est vraisemblable que de tels phénomènes existent également chez d'autres espèces. De plus, les individus malades sont généralement chassés du terrier qu'ils occupent ou même le quittent lorsqu'ils n'y sont pas contraints. Nous en avons fait l'observation chez *Apodemus* (Dollfus et Saint Girons, 1958) et *Eliomys quercinus* en particulier.

Cycle sexuel

Après les études de Long et Evans (1922), les physiologistes se sont préoccupés de l'influence du cycle œstrien sur l'activité spontanée. Wang (1923) a le premier mis en rapport les deux phénomènes et montré que l'activité d'une femelle de Rat en œstrus était plus de 10 fois supérieure à celle de la même espèce en dioestrus.

Slonaker (1924) a systématiquement étudié, chez le Rat au laboratoire, les relations entre le cycle sexuel et l'activité. Chez les femelles, l'activité augmente au moment de l'œstrus et diminue pendant la gestation et la lactation. D'autres auteurs ont montré que la castration des mâles détermine une baisse de l'activité (notamment Hoskins, 1925) ; celle-ci augmente si on implante une partie d'ovaire à un castrat (Wang et coll., 1925). L'influence de la périodicité lumineuse sur l'œstrus et l'activité du Rat albinos a également été étudiée par Browman (1936, 1937, 1944).

Chez le Rat, lorsqu'une femelle est en œstrus dans une cage où cohabitent plusieurs adultes, son activité augmente et, par contre coup, celle des mâles. Il semble donc que, dans ce cas, ce soit les chaleurs de la femelle qui déterminent l'augmentation de l'activité des individus du groupe. D'autre part, une femelle en œstrus peut devenir partiellement diurne et l'horaire des mâles se trouve modifié dans le même sens. De tels phénomènes ont été observés également dans la nature. Calhoun (1963) chez des Rats en liberté a remarqué que le rythme de l'activité qui est en général bimodal perd sa régularité si, dans une population, on observe une augmentation de l'activité sexuelle ; un accroissement du nombre des femelles en lactation produit le même phénomène.

Chez *Thomomys talpoïdes*, Miller et Bond (1960) ont remarqué une faible activité de fouissement en juin et juillet. Elle augmente en août et, d'après les auteurs, cette évolution semble liée à la saison d'accouplement et à la nourriture. Chez des Mammifères captifs, on observe généralement une augmentation de l'activité pendant la saison normale de reproduction. Chez *Clethrionomys glareolus*, nous n'avons pu mettre en évidence une liaison entre l'œstrus des femelles isolées et l'activité. Slonaker (1925 *a* ; 1925 *b*) avait noté chez le Rat que l'œstrus se manifestait par une augmentation dans l'intensité de l'activité locomotrice sans que la durée de la période active soit augmentée. Or c'est cette durée que nous enregistrons.

Source : MNHN, Paris

Chez les Chauves-Souris, BROSSET (1965) a remarqué que les femelles gravides ou allaitantes quittent leurs gîtes diurnes avant les autres individus de la même colonie.

Facteurs sociaux

Les caractéristiques de l'activité d'un groupe ne sont pas identiques à celles observées chez des individus isolés. Chez des Rongeurs, les sorties des animaux groupés sont généralement plus précoces que celles des individus isolés (SAINT GIRONS, 1962). ZOLLHAUSER (1958) a remarqué une augmentation de l'activité chez *Mus musculus* et *Apodemus sylvaticus* mis en couples. Le groupement par familles détermine une nouvelle augmentation. Chez *Eliomys quercinus*, si on place dans un grand terrarium où un individu vit en actographe, une autre cage contenant un animal, l'activité augmente beaucoup au cours des premières 24 heures puis retrouve progressivement son taux antérieur. La suppression du second individu ne détermine pas une baisse notable de l'activité. Il semble que, dans ce cas, la « facilitation sociale » ne soit pas durable lorsque des stimuli auditifs, olfactifs et visuels seulement sont en jeu. Il faudrait, vraisemblablement, y ajouter des stimuli de contact.

CALHOUN (1963) a observé, chez le Rat *(Rattus norvegicus)* en liberté, que l'augmentation du nombre des mâles matures ou de celui des jeunes détermine une arythmicité de l'activité. Ces phénomènes peuvent s'expliquer ainsi : d'une part, les jeunes n'ont pas, comme nous l'avons vu, de rythme circadien de l'activité, d'autre part, on peut penser que l'arrivée d'un certain nombre de jeunes mâles venant d'atteindre leur maturité sexuelle est capable de susciter des combats avec les vieux individus et une poursuite des femelles en œstrus, bref une multiplication des contacts sociaux.

Le rang social d'un individu dans la hiérarchie agit aussi sur son activité. Chez les Rats, les individus de rang social élevé ont généralement un rythme circadien de l'activité particulièrement net avec une bimodalité manifeste. Une activité arythmique caractérise au contraire les animaux qui occupent un rang inférieur dans la hiérarchie. CALHOUN (1963) a remarqué qu'ils sont obligés de fréquenter les lieux de nourriture lorsque les dominants sont partis (fig. 22). ANDRZEJEWSKI et coll. (1959) ont montré que, dans une population confinée de Souris, les mâles dominants sont plus susceptibles de se faire prendre dans les pièges que les mâles de rang inférieur. Les femelles sont prises au hasard. SOUTHERN (1955) avait fait la même observation en ce qui concerne *Apodemus sylvaticus*. Il est possible que ce phénomène soit dû au fait que les mâles dominants circulent plus et plus loin que les individus de rang inférieur et les femelles.

De même, les individus de rang inférieur sont, semble-t-il, plus inquiets, ont un repos moins profond que les dominants. KUMMER (1957), étudiant le comportement de femelles adultes de *Papio hamadryas*, a remarqué que la fréquence des mouvements pendant le sommeil était inversement proportionnelle au rang social.

Source : MNHN, Paris

On peut donc conclure que, dans l'ensemble, ce sont les individus de rang social élevé qui manifestent le rythme le plus régulier et, suivant les espèces, concentrent leur activité pendant les heures de nuit ou de jour. Par contre, les individus de rang social inférieur ont un horaire beaucoup moins régulier. Celui-ci peut même être complètement inversé, les dominés ne pouvant atteindre les sources de nourriture que lorsque les mâles de rang social élevé sont partis.

LES RYTHMES D'UNE PÉRIODE DIFFÉRENTE DE 24 HEURES

Rythmes à court terme

La plupart des auteurs qui ont observé des Mammifères en actographes pendant un laps de temps suffisamment prolongé ont remarqué l'existence de rythmes à court terme qu'ils ont rapporté à des rythmes de métabolisme. Nous donnons, dans le tableau suivant, un résumé des observations concernant ce problème.

TABLEAU I

DURÉE	ESPÈCES	AUTEURS	ANNÉES
20 mn	*Sorex tsherskii*	BLAGOSKLONOV	1957
1 h	*Crocidura russula*	SAINT GIRONS	1959
	Apodemus sylvaticus	» »	»
3/4 d'h à 1 h 1/2	*Mus musculus*	SOUTHERN	1953
2 h	*Sorex araneus*	CROWCROFT	1953
	Sorex minutus	»	»
	Micromys minutus	SAINT GIRONS	1959
	Apodemus flavicollis	» »	»
	Eliomys quercinus	» »	1960*a*
2 h 3/4	*Rattus norvegicus*	SZYMANSKI	1918
2 h-3 h	*Clethrionomys glareolus*	SAINT GIRONS	1960*b*
			1961
2 h-4 h	*Microtus agrestis*	DAVIS	1933
3 h	*Microtus arvalis*	DURUP	1956*a*
3 h-4 h	*Neomys fodiens*	CROWCROFT	1953
4 h	*Meriones*	BODENHEIMER	1956
8 h	*Talpa europaea*	GODFREY-CROWCROFT	1955
	Lemniscomys barbarus	SAINT GIRONS	inédit

Les rythmes de métabolisme sont d'une durée plus longue chez les Rongeurs que chez les Insectivores de même taille et, d'autre part, plus l'espèce est petite, plus les rythmes sont courts (cf. *Sorex tsherskii* et *Talpa europaea*). Il est très fréquent d'observer la mort des petits Insectivores dans des pièges quelques heures seulement après leur

Source : MNHN, Paris

capture. Les auteurs considèrent généralement qu'il s'agit d'une mort par inanition. Ce n'est pas notre avis car, au cours de nos expériences, des petits Insectivores ont très bien supporté des jeûnes de 12 heures environ. La mort rapide dans les pièges semble plutôt en relation avec le choc de la capture chez ces espèces particulièrement fragiles.

Les observations que nous avons pu faire chez *Clethrionomys glareolus* tendent à montrer que les femelles ont un rythme à court terme plus net et plus régulier que les mâles. Chez ce Campagnol, le rythme circadien de l'activité est, au contraire, plus régulier chez les mâles que chez les femelles et nous avons émis l'hypothèse suivant laquelle les femelles étaient plus dépendantes que les mâles des rythmes à court terme, ce qui explique leur horaire moins étroitement lié aux facteurs extrinsèques du rythme circadien. Il n'existe pas, à notre connaissance, de travaux se rapportant à cette question chez les petits Mammifères. Chez la femelle du Campagnol roussâtre, nous avons remarqué que le rythme sous-jacent à court terme est plus apparent en hiver que pendant le reste de l'année. D'autre part, la période du rythme semble légèrement plus longue en été. Il convient de noter qu'il existe des variations individuelles importantes : deux mâles dans des conditions identiques ont manifesté l'un un rythme à court terme de 2 heures environ, l'autre un rythme d'une durée approximative de 3 heures (Durup et Saint Girons, 1958). Les données de A. M. Pearson (1962) confirment les nôtres sur ce point. Comme l'a montré Davis (1933) chez *Microtus agrestis*, les rythmes à court terme se maintiennent en obscurité constante.

Nous pouvons conclure qu'en se superposant aux rythmes circadiens, les rythmes à court terme masquent parfois la régularité de l'horaire. Il semble qu'il existe un conflit dans les manifestations de ces rythmes et que l'actogramme, au moins chez les micro-Mammifères, exprime la résultante de ce conflit. Lorsque le rythme circadien de l'activité domine (Lérots, Campagnols roussâtres en été), les animaux présentent un horaire très net de l'activité. Si les rythmes à court terme prennent une plus grande importance (petits Insectivores, Campagnols roussâtres femelles), le rythme circadien est moins net.

Rythmes lunaires

L'étude de l'importance des rythmes lunaires dans l'activité des organismes vivants est surtout due à F. A. Brown et à ses collaborateurs.

Quelques auteurs se sont intéressés à ces questions, en observant les Mammifères dans des conditions naturelles ou semi-naturelles. C'est ainsi que Calhoun (1963) a remarqué que *Rattus norvegicus* a normalement un rythme bimodal nocturne influencé par le cycle lunaire. Les Rats qui sortent d'ordinaire dans la seconde partie de la nuit restent au repos pendant cette période lorsque la lune est pleine. Dans ce cas, c'est l'intensité lumineuse qui joue probablement un rôle inhibiteur. L'influence du clair de lune sur l'activité des Mammifères à la surface du sol a été mise en évidence par Gentry et Odum (1957) chez *Peromyscus polionotus*.

Source . MNHN, Paris

O. P. Pearson (1960 *b*), en observant dans la nature l'activité de deux Rongeurs américains, l'un nocturne *(Reithrodontomys megalotis)*, l'autre diurne et nocturne *(Microtus californicus)*, a remarqué chez ces deux espèces une réduction de l'activité pendant les nuits de pleine lune. Par contre, chez des Ongulés, Buss et Harbert (1950) ont noté une importante diminution dans le nombre des animaux aux emplacements de léchage pendant les nuits de nouvelle lune. Ces observations dans la nature montrent certes l'influence des phases lunaires mais il semble que celle-ci s'exerce par l'intermédiaire de l'intensité lumineuse. Les animaux nocturnes sont moins actifs pendant les nuits claires, les animaux diurnes pourraient, au contraire, présenter quelque activité quand la lune est pleine.

Des observations effectuées dans des conditions expérimentales seraient nécessaires pour déceler l'influence éventuelle d'une période extrinsèque de 28 jours sur l'activité. F. A. Brown et ses collaborateurs (1956) ont mis en évidence l'existence d'un rythme lunaire chez le Rat maintenu en conditions constantes. Le rythme circadien de l'activité est en relation avec la longueur du jour lunaire. Les animaux sont plus actifs lorsque la lune est au nadir et leur activité baisse quand elle monte au zénith. F. A. Brown et Terracini (1959) ont montré que des Rats albinos en conditions d'éclairage constant (L.L.) déployaient une activité forte pendant les heures où la lune était au-dessous de l'horizon et faible lorsqu'elle était au-dessus. Ils ont également démontré l'influence du rythme lunaire chez *Mus musculus* (Terracini et Brown, 1962).

Nous avons étudié le Lérot, *Eliomys quercinus*, au laboratoire dans des conditions aussi proches que possible de la nature c'est-à-dire que les individus étaient soumis aux variations nycthémérales de la luminosité et de la température. Dans ces conditions, nous n'avons pu mettre en évidence une influence du stade de la lune sur la durée de l'activité. Par contre, il existe peut-être une relation entre l'heure de la sortie crépusculaire et la phase de la lune. Les sorties semblent d'autant plus précoces que la lune est pleine. Au moment de la nouvelle lune, les animaux sortent plus tard (Saint Girons, 1960 *a*). Nous ne pensons pas que la luminosité puisse jouer un rôle dans ce cas car les actographes étaient placés dans des terrariums proches d'une fenêtre, en pleine ville et, au moment de la sortie crépusculaire, les lumières des immeubles masquaient complétement l'influence du clair de lune. Une autre observation a été effectuée chez *Clethrionomys glareolus*. La phase de la lune exerce, semble-t-il, une influence sur la durée de l'activité diurne. Celle-ci diminue pendant la période de pleine lune et augmente pendant la période de nouvelle lune, chez les deux sexes. Ces relations sont particulièrement nettes en automne.

En dehors des travaux de F. A. Brown, nous ne connaissons pas d'études systématiques, concernant les Mammifères, relatives à ce problème qui mériterait de retenir l'attention. Il convient pourtant de noter que l'influence du jour lunaire est beaucoup moins importante que celle du jour solaire et ne saurait en aucun cas la masquer. Même les quelques observations que nous venons de citer ne présentent, à notre avis, que des caractères indicatifs. Il est très probable que, dans la nature, si la phase de la lune joue un rôle, c'est simplement par la

Source : MNHN, Paris

quantité de lumière qui atteint la surface du sol. S'il existe un autre effet d'origine cosmique, sa traduction n'apparaît pas dans les observations classiques.

Conclusions

L'activité locomotrice spontanée des Mammifères suit un rythme circadien, c'est-à-dire d'une durée voisine de 24 heures. Cependant, la complexité des facteurs agissant sur ce rythme est si grande que de nombreuses combinaisons sont possibles.

L'horaire et l'intensité de l'activité sont réglés par des facteurs innés endogènes et par des facteurs écologiques exogènes.

Facteurs endogènes innés.

Le facteur inné le plus important concerne les réactions spécifiques vis-à-vis de la photopériode. Il existe des espèces photophobes *(Apodemus sylvaticus)*, des espèces photophiles *(Sciurus vulgaris)* et des espèces apparemment indifférentes *(Microtus agrestis, Sorex araneus)*. Ce facteur inné règle de façon stricte l'horaire des individus de la première et de la seconde catégorie, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire. On peut modifier expérimentalement cet horaire en décalant ou même en inversant les heures d'éclairement. Les individus s'adaptent rapidement aux nouvelles conditions d'éclairement ; leur périodicité peut, dans ce cas, ne plus être en phase avec la périodicité lumineuse extérieure.

La période des rythmes de métabolisme à court terme constitue un facteur inné dont l'influence sur l'horaire de l'activité est très grande. La durée de cette période est spécifique, avec de larges variations individuelles. Les rythmes à court terme déterminent des « bouffées d'activité » se succédant suivant un horaire relativement régulier. Ces « bouffées » se succèdent rapidement chez les petits Insectivores alors que, pour les grands Mammifères (Cervidés) la période circadienne de l'activité avoisine peut-être celle des rythmes de métabolisme. Suivant leurs réactions spécifiques innées aux facteurs lumineux, les Mammifères réagissent différemment aux impulsions créées par les rythmes à court terme. Chez les espèces photophobes, les rythmes à court terme ne se manifestent extérieurement que pendant la phase d'obscurité ; pendant la phase d'éclairement, ces rythmes sous-jacents sont complètement inhibés *(Apodemus)* ou ne donnent lieu qu'à une agitation réduite à l'intérieur des abris, sans reprise véritable de l'activité *(Eliomys)*. Les phénomènes sont exactement inversés chez les espèces photophiles. Chez les espèces indifférentes, les rythmes à court terme se manifestent pendant toute la durée de la période de 24 heures *(Talpa, Lemniscomys)* et continuent à se produire en conditions constantes *(Microtus agrestis* en obscurité constante). Cependant, la plupart des espèces ne sont pas totalement indifférentes et manifestent une préférence pour un type

Source : MNHN, Paris

d'activité plutôt diurne ou plutôt nocturne. Les rythmes à court terme sont plus visibles au cours de cette phase préférentielle.

Le cycle annuel des individus peut également être considéré, dans un sens large, comme un facteur inné. Il agit sur l'horaire et surtout sur l'intensité de l'activité. Trois stimuli sont parmi les plus importants : le cycle sexuel saisonnier, la constitution des réserves et le sommeil léthargique. Dans la région holarctique, la reproduction des Mammifères est saisonnière. Il ne faut pas oublier que les périodes d'œstrus des femelles, à intervalles très rapprochés chez les Rongeurs de laboratoire, constituent un artefact. Dans la nature, les femelles normales qui entrent en chaleur sont immédiatement couvertes et, sauf chez les espèces à implantation retardée, la gestation débute sur le champ. Les périodes de reproduction se traduisent chez la plupart des espèces par une augmentation de l'intensité de l'activité et de la durée des phases actives. Le comportement d'amassement (réserves d'automne) est spécifique. Il est déclenché par des stimuli extérieurs, mais certaines espèces ne le manifestent jamais. La réaction au stimulus déclenchant la constitution des réserves (diminution de la durée du jour) est donc un phénomène inné spécifique. Il en est de même en ce qui concerne le sommeil léthargique. L'hibernation, c'est-à-dire l'hypothermie réversible avec absence de toute activité locomotrice, se produit même lorsque les stimuli extérieurs sont supprimés. La reprise spontanée de l'activité pendant de courtes périodes, au cours de l'hibernation, est aussi un phénomène d'origine endogène puisqu'il peut se produire en l'absence de stimuli thermiques, lumineux et auditifs *(Eliomys quercinus)*.

Facteurs écologiques (exogènes).

L'intensité lumineuse est le facteur écologique le plus important modifiant l'horaire de l'activité des individus. Chaque espèce semble obéir à un « seuil » de l'intensité lumineuse agissant comme stimulus signal sur l'horaire du début et de la fin de l'activité. L'intensité lumineuse à une heure donnée est liée aux variations de la photopériode. Les conditions expérimentales aussi bien que celles réalisées normalement dans les régions arctiques, ont permis d'étudier l'activité spontanée des animaux dans des conditions constantes. Le caractère rythmique de l'activité, chez des animaux photophobes placés en éclairage permanent, est profondément bouleversé et peut même disparaître. Par contre, il se maintient lorsque ces mêmes animaux sont placés en obscurité constante. Des phénomènes exactement inverses se produisent chez les espèces diurnes. Dans les régions holarctiques, toutes les espèces manifestent des variations saisonnières de l'horaire et de l'intensité de l'activité. Les modifications de l'horaire sont plus accentuées chez les espèces nordiques ou, pour une même espèce, dans les populations les plus septentrionales.

D'autres facteurs climatiques (température, vent, pluie, etc.) influent aussi sur la durée et l'intensité de l'activité, mais surtout à l'occasion de leurs variations brusques.

Il semble que l'influence, si manifeste, de la photopériode, ait conduit

Source : MNHN, Paris

les naturalistes à minimiser l'importance de la nourriture dans les modalités du rythme d'activité. Les petits Insectivores qui ont un métabolisme élevé se nourrissent à intervalles rapprochés et semblent consacrer un temps considérable à la recherche de leur nourriture. Ils ont des rythmes à court terme d'une période faible. Si leur taille est plus forte (Taupe), la durée des rythmes de métabolisme augmente. Ce phénomène a été remarqué également chez des Rongeurs. Si la nourriture est pléthorique, l'activité demeure polyphasique à l'intérieur du nycthémère et elle est, suivant les réactions des espèces vis-à-vis de la lumière, concentrée pendant les heures du jour ou celles de la nuit. Si, au contraire, la nourriture est plus rare, l'activité ne se trouve pas rassemblée au cours d'une partie déterminée du nycthémère et des espèces ordinairement nocturnes peuvent être observées pendant le jour également. Les hibernants ne semblent pas manifester une activité apériodique au moment où la nourriture se fait rare (fin de l'automne). Il est probable que le manque de nourriture joue, comme l'abaissement de la température, un rôle important dans l'entrée en léthargie de ces espèces, puisqu'à certaines périodes de l'année, celle-ci peut être induite par la seule privation de nourriture. Nous savons que certains Rongeurs sont uniquement diurnes, d'autres uniquement nocturnes, d'autres diurnes et nocturnes avec seulement une préférence pour l'une ou l'autre période. Il convient d'insister sur le fait que les Rongeurs à activité tranchée sont des granivores. Au contraire, les espèces se nourrissant principalement des parties vertes et des racines des plantes sont actifs de jour et de nuit. Il est possible que l'apport énergétique constitué par les graines, nettement plus important que celui des parties aqueuses des plantes, permette aux granivores de consacrer un temps moins long à la recherche de la nourriture. L'abondance aussi bien que la qualité de la nourriture jouent donc un rôle dans l'horaire des différentes espèces.

La complexité des facteurs influant sur l'horaire et l'intensité de l'activité dans les conditions naturelles est telle que l'analyse ne peut s'effectuer qu'avec le plus grand soin. Trop souvent, des résultats contradictoires sont dus à des périodes d'observation trop brèves ou encore à une méconnaissance des facteurs écologiques. Pour toutes ces raisons, les observations dans la nature et au laboratoire devraient toujours s'étayer et se contrôler mutuellement.

En dernière analyse, il apparaît que les actogrammes obtenus soit dans la nature, soit au laboratoire, expriment la résultante de plusieurs phénomènes :

— Les réactions spécifiques, endogènes, aux conditions lumineuses, en liaison étroite avec la photopériode ;

— Les rythmes de métabolisme endogènes à court terme, en liaison avec la nourriture ;

— Les modifications saisonnières de l'activité, liées au cycle annuel du système endocrinien (hibernation, cycle sexuel) ;

— Les modifications accidentelles du milieu, dues à des variations brusques et passagères des conditions météorologiques ;

— Les modifications lentes du milieu, dues aux variations saisonnières de la photopériode.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Les études concernant l'activité locomotrice spontanée des Mammifères ont montré que ces animaux observent un rythme d'une période voisine de 24 heures. L'activité est polyphasique, c'est-à-dire qu'au cours d'un nycthémère plusieurs bouffées d'activité alternent avec des périodes de repos. La plupart des Mammifères ont chaque jour deux périodes d'activité maximale.

L'horaire de l'activité varie avec les espèces.

Rongeurs. — Les Rongeurs de la région holarctique sont le plus souvent crépusculaires et nocturnes. Certaines espèces ne sont qu'exceptionnellement observées dans la journée ; ce sont surtout des Gliridae et des Muridae *(Glis, Eliomys, Apodemus)*. D'autres espèces présentent un maximum d'activité nocturne mais aussi une activité non négligeable au cours de la journée, c'est le cas des Cricetidae *(Clethrionomys, Microtus)*. Quelques espèces sont diurnes (la plupart des Sciuridae : *Sciurus, Citellus, Atlantoxerus)*. L'activité de certaines espèces essentiellement souterraines ne semble pas étroitement liée à un rythme circadien *(Spalax)*.

Insectivores. — L'activité des Insectivores est plus irrégulière que celle des Rongeurs. Elle présente un caractère polyphasique très accentué et les phases « activité-repos » sont d'autant plus nombreuses que la taille des animaux est plus réduite. Les très petits Insectivores semblent arythmiques *(Suncus etruscus, Sorex tscherskii)*. L'activité uniquement nocturne du Hérisson est également polyphasique.

Cheiroptères. — Les Chauves-Souris sont noeturnes (à l'exception de quelques espèces crépusculaires) suivant un horaire régulier. Leur activité est polyphasique avec un ou deux maxima au cours de la nuit.

Chez les Carnivores et les Artiodactyles, les différences de taille et de mode de vie entre les espèces sont très importantes et il est difficile de donner des règles générales. Il existe des espèces nocturnes, des espèces crépusculaires et nocturnes, d'autres semblent indifférentes.

Les facteurs endogènes et exogènes, innés et acquis, sont étudiés séparément.

Le schéma de l'activité n'est rigide que dans des conditions expérimentales. Dans la nature, les facteurs du milieu varient avec les saisons. La durée respective du jour et de la nuit est le principal synchroniseur du rythme circadien, les variations de l'horaire sont donc plus accentuées dans les zones arctiques. D'autres facteurs écologiques jouent aussi un rôle important. La pluie et le vent sont des facteurs limitatifs. Les températures extrêmes limitent également l'activité. Le rôle de la pression barométrique n'est pas encore bien élucidé. La seconde place dans les

Source : MNHN, Paris

facteurs influant sur l'horaire et l'intensité de l'activité spontanée revient à la nourriture. L'abondance de la nourriture disponible et la composition du régime agissent aussi bien sur les manifestations des rythmes circadiens que sur celles des rythmes à court terme. Certains facteurs éthologiques (sexe, âge, état sexuel, position dans la hiérarchie du groupe) modifient également le rythme. Le rythme le plus net et le plus régulier s'observe toujours chez les jeunes mâles adultes de rang social élevé.

SUMMARY

Studies on the spontaneous locomotive activity of Mammals revealed these animals observe a rhythm of about 24-hours. Their activity is polyphasic ; that means that, during 24-hours, several peaks of activity are alternated by repose periods. Most mammals have at least two periods of maximum activity every day. The timing of the activity varies with the different species.

Rodentia. — The rodents of the holarctic region are mostly active during twilight and during the night. Certain species are only seen exceptionnally during the day, viz Gliridae and Muridae *(Glis, Eliomys, Apodemus)*. Other species show their greatest activity during the night but also a not to neglect activity during the day, this is for instance in Cricetidae *(Clethrionomys, Microtus)*. Some species are only active during the day (most Sciuridae : *Sciurus, Citellus, Atlantoxerus*). The activity of certain burrowing species does not seem to be correlated strickly to a circadian rhythm *(Spalax)*.

Insectivora. — The activity pattern of insectivores is less regular than that of rodents. The pattern shows a very pronounced polyphasic characteristic and the phases "activity-repose" are more over, the more numerous the more the size of the animals is reduced. Very small insectivores (shrews) seem to be nonrhythmic *(Suncus etruscus, Sorex tscherskii)*, The only nocturnal activity of the Hedgehog *(Erinaceus europaeus)* is also polyphasic.

Chiroptera. — Bats are nocturnal (a few species which start to hunt during the beginning of twilight excepted) and they follow a regular timing. Their activity is polyphasic with one or two maximum activity periods during the night.

Carnivora and Artiodactyla. — In Carnivores and the "even-toed" ungulates the differences in size and the differences in way of live between the species in each group are very important and it is therefore very difficult to give general rules concerning their activity. There are strickly nocturnal species, animals active during twilight and the night and species which seem to be active during the day as well as during the night.

In the paper, the endogeneous and exogeneous factors, innate or acquired, are discussed separately.

The diagram of the activity is only fixed in experimental conditions. In nature, the ecological factors inducing the activity pattern, change

Source : MNHN, Paris

with the seasons. The respective duration of the day and the night are the principal synchronisators of the circadian rhythm ; the variations of the timing are therefore the most accentuated in arctic regions. But also other ecological factors play important roles. Rain and wind are often limiting factors for the activity. Whether or not the atmospheric pressure has an importance is not known yet. The second most important place among the factors which influence the timing and the intensity of the spontaneous activity, is due to the need of food. The amount of available food and the composition of it act as well as on the phenomena of the circadian rhythms as on the symptoms of the secondary short-during rhythms. Certain ethological factors (sex, age, sexual condition, social rank) modify also the activity rhythm. The most clear and most regular pattern is always seen in young adult males of high social rank.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALLISON (V. C.), 1937. — Evening bat flight from Carisbard caverns. *J. Mammalogy*, 18, 80-82.

ALTMANN (M.), 1952. — Social behavior of Elk, *Cervus canadensis nelsoni*, in the Jackson hole area of Wyoming. *Behaviour*, 4, 116-143.

ALTUM (B.), 1872. — Fortstzoologie, Säugethiere, I. Berlin.

AMBID (L.), 1964. — Etude des variations de quelques constituants lipidiques chez un hibernant *(Eliomys quercinus* L.*)*. Thèse pour le grade de docteur de spécialité, Physiologie de la nutrition, Toulouse, manuscrit, 79 p.

ANDRZEJEWSKI (R.), OLSZEWSKI (J.), 1963. — Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol.*, 7, 155-168.

— PETRUSEWICZ (K.), WALKOWA (W.), 1959. — Preliminary report on results obtained with a living trap in a confined population of Mice. *Bull. Acad. Pol. des Sciences*, Cl. 2, 7, 367-370.

ANDERMANN (R.), 1963. — Zur Ökologie und Biologie des Baumschläfers, *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in der Waldsteppenzone. *Acta Theriol.*, 7, 333-367.

ARLTON (A. V.), 1936. — An ecoingical siudy of the mole. *J. Mammalogy*, 17, 349-371.

ASCHOFF (J.), 1951. — Die 24 Stunden-Periodik der Maus unter konstanten Umgebungsbedingungen. *Naturwiss.*, 38, 506-507.

— 1952. — Aktivitäts-Periodik von Mäusen in Dauerdunkel. *Pflüg. Arch. Ges. Physl.*, 255. 189-196.

— 1954. — Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwiss.*, 41, 49-56.

— 1955. — Exogene und endogene Komponente der 24-Stunden-Periodik bei Tier und Mensch. *Naturwiss.*, 42, 569-575.

— 1957. — Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwiss*, 44, 361-364.

— 1959. — Der biologische Tag. *Mitt. aus der Max-Planck-Gesellschaft*, 6, 381-392.

— 1962. — Spontane lokomotorische Aktivität, in : *Han. der Zoologie*, Kükenthal, VIII, 11, 76 p.

— 1963. — Comparative Physiology : Diurnal rhythms. *Annual rev. Phys.*, 25, 581-600.

— 1964*a*. — Die Tagesperiodik licht-und dunkelaktiver Tiere. *Rev. Suisse Zool.*, 71, 528-558.

— 1964*b*. — Survival value of diurnal rhythms. *Symp. zool. Soc.*, London, 13, 79-98.

— MEYER-LOCHMANN (J.), 1954. — Die 24-Stunden-Periodik von Nagern im natürlichen und künstlichen Belichtungswechsel. *Z. Tierpsychol.*, 11, 476-484.

— — 1955. — Die Aktivitätsperiodik von Nagern im Künstlichen 24-Stunden-Tag mit 6-20 Stunden Lichtzeit. *Z. verg. Physiol.*, 37, 107-117.

BALCH (C. C.), 1955. — Sleep in ruminants. *Nature*, London, 175, 940-941.

BELMEY (W. H.), 1936. — Nocturnal explorations of the deer mouse. *J. Mammalogy*. 17, 225-230.

BENTON (A. H.), 1958. — Winter activity of red squirrels in interior Alaska. *J. Mammalogy*, 39, 443-444.

BERNARD (J.), 1959. — Note à propos du genre *Arvicola* Lac. en Belgique. *Mammalia*, 23, 369-373.

BLAGOSKLONOV (K. N.), 1957. — Sur la nourriture et le cycle journalier d'activité de *Sorex tsherskii* Ognev (en russe). *Journal de Zoologie*, 36, 465-467.

BODENHEIMER (F. S.), 1949. — Ecological and physiological studies on some rodents. *Physiologia comp. et Oecologia*, 1, 376-389.

— 1956. — The ecology of Mammals in Arid zones. *Human and anim. ecology*, pub. U.N.E.S.C.O., 100-136.

BONNIN-LAFARGUE (M.), CANIVENC (R.), 1961. — Etude de l'activité du Blaireau européen *(Meles meles* L.*)*. *Mammalia*, 25, 476-484.

BROSSET (A.), 1966. — Biologie des Chéiroptères, Masson éd. (sous presse).

BROWMAN (L. G.), 1936. — Light in its relation to activity and estrous rhythms in the albino rat. *Anat. rec.*, 67, sup. 1 ; 107, abst. n° 181.

— 1937. — Light in its relation to activity and estrous rhythms in the albino rat. *Jour. exp. zool.*, 75, 375-388.

— 1943. — The effect of controlled temperatures upon the spontaneous activity rhythms of the albino rat. *Jour. exp. Zool.*, 94, 477-489.

— 1944. — Modified spontaneous activity rhythms in rats. *Amer. Jour. Physiol.*, 142, 633-637.

BROWN (F. A.), SHRINER (J.), RALPH (C. L.), 1956. — Solar and lunar rhythmicity in the rat in constant conditions and the mechanism of physiological time measurement. *Amer. Jour. Physiol.*, 184, 491-496.

Source : MNHN, Paris

— TERRACINI (E. D.), 1959. — Exogenous timing of rat spontaneous activity periods. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 101, 457-460.
BROWN (L. E.), 1956. — Field experiments on the activity of the small mammals *Apodemus*, *Clethrionomys* and *Microtus*. *Proc. Zool. Soc.*, London, 126, 4, 549-564.
BUBENIK (A. B.), 1960. — Le rythme nycthéméral et le régime journalier des Ongulés sauvages. Problèmes théoriques. Rythme d'activité du Chevreuil. *Mammalia*, 24, 1-66.
— 1961. — Vierundzwanzigstunden-Rhythmus des Przewalskii-Pferdes (*Equus przewalskii* Pol. 1881) während der Laktation und beginninder Brunst. *Intern. Sympos. zur Rettung des Przewalski Pferdes*, Praha, 1959, 122-140.
— LOCHMAN (J.), 1956. — Futterverbrauch und Tagesrhythmus der Futteraufnahme bei Rehund Rotwild. *Z. Jagdwiss.*, 2, 112-118.
BUCHALCZYK (T.), 1964. — Daily activity rhythm in Rodents under natural conditions. *Acta Theriol.*, 9, 357-363.
BÜNNING (E.), 1958. — Die physiologische Uhr. Springer, Berlin.
BUSS (I. O.), HARBERT (F. H.), 1950. — Relation of moon phases to the occurrence of Mule Deer at a Washington salt lick. *J. Mammalogy*, 31, 426-429.
CALHOUN (J. B.), 1945*a*. — Twenty-four hour periodicities in the animal kingdom. *J. Tenn. Acad. Science*, 20, 228-232, 291-308, 373-378.
— 1946. — *J. Tenn. Acad. Science*, 21, 208-216, 281-282.
— 1945*b*. — Diel activity rhythms of the rodents, *Microtus ochrogaster* and *Sigmodon hispidus hispidus*. *Ecology*, 26, 251-273.
— 1963. — The Ecology and Sociology of the norway Rat. *Health Service Publication* n° 1008, Washington, 288 p.
CANIVENC (R.), CROIZET (J.), BLANQUET (P.), BONNIN-LAFARGUE (M.), 1960. — Mesure de l'activité journalière du Blaireau européen *Meles meles* L. *C. R. Acad. Sciences*, Paris, 250, 10, 1915-1917.
CHITTY (D.), SHOUTEN (M.), 1946. — Techniques for the study of the Norway rat (*Rattus norvegicus*). *J. Mammalogy*, 27, 63-78.
CHITTY (D.), SOUTHERN (H. N.), 1954. — Control of rats and mice. Oxford, Univ. Press.
CHURCH (H. F.), 1957. — The times of emergence of the Pipistrelle. *Proc. Zool. Soc.*, London, 128, 600-602.
CLARKE (E. G. C.), HAWKINS (A. E.), 1957. — Appraisement of total activity in laboratory animals. *Nature*, London, 179, 4574, p. 1 361.
CLOUDSLEY-THOMSON (J. L.), 1961. — Rhytmic activity in animal physiology and behaviour. New-York and London, 236 p.
COLTON (H. S.), 1933. — Woodrats and ground squirrels in activity wheels. *J. Mammalogy*, 14, 309-311.
COWARD (T. A.), 1906. — On some habits of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein). *Proc. zool. Soc.*, London, 849-855.
— 1907. — On the winter habits of the greatest horseshoe, *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber) and other cave haunting bats. *Proc. zool. Soc.*, London, 312-324.
COX (R. R.), KRUGER (L.), 1955. — A device for observing animals in darkness. *Amer. Jour. Psychol.*, 68, 666-668.
CROWCROFT (P.), 1952. — Refection in the common shrew. *Nature*, London, 170, p. 627.
— 1954. — The daily cycle of activity in british shrews. *Proc. zool. Soc.*, London, 123, 715-729.
— 1957. — The life of the shrew. London.
— 1959. — A simple technique for studying activity rhythms of small mammals by direct observation. *Acta Theriol.*, 3, 105-111.
CURRY-LINDAHL (K.), 1959. — Notes on the ecology and periodicity of some rodents and shrews in Sweden. *Mammalia*, 23, 389-422.
DARCHEN (R.), 1964. — Notes éthologiques sur le Rat Musqué, *Ondatra zibethica* L., et en particulier sur la construction de la hutte d'hiver. *Mammalia*, 28, 137-168.
DARLING (F. F.), 1946. — A herd of red deer. A study in animal behaviour. Oxford Univ. Press, 215 p.
DAVIS (D. H. S.), 1933. — Rhythmic activity in the short tailed vole *Microtus*. *J. anim. Ecology*, 2, 232-238.
DECOURSEY (G.), DECOURSEY (P. J.), 1964. — Adaptive aspects of activity rhythms in Bats. *Biol. Bull.*, 126, 14-27.
DECOURSEY (P. J.), 1960*a*. — Phase control of activity in a Rodent. *Biol. clocks., Cold Spring Harbor Symp. on quant. biol.*, 25, 49-55.
— 1960*b*. — Daily light sensivity rhythm in a rodent. *Science*, 131, 33-35.
— 1961. — Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, *Glaucomys volans*. *Z. vergl. Physiol.*, 44, 331-354.
DOLLFUS (R. P.), SAINT GIRONS (M. C.), 1958. — Modification du comportement d'un *Apodemus* parasité par des cystiques polycéphales, en relation avec la croissance de ceux-ci. *Vie et Milieu*, 9, 116-123.
DURUP (H.), 1956*a*. — Contribution à l'étude du comportement du Campagnol des champs, *Microtus arvalis*. 1 : le rythme de l'activité et du repos. 2 : L'effet répulsif de certaines substances odorantes placées près de la nourriture. D.E.S., manuscrit, 139 p.

Source : MNHN, Paris

— 1956*b*. — Observations sur le rythme de l'activité du Campagnol des champs, *Microtus arvalis* Pallas. *Mammalia*, 20, 390-404.
— 1957. — Une classification mathématique des rythmes biologiques fluctuants. *Mammalia*, 21, 420-429.
— Saint Girons (M. C.), 1958. — Quelques aspects du rythme nycthémérat d'activité du Campagnol roux, *Clethrionomys glareolus* (Schreber) 1780. *Mammalia*, 22, 505-526.
Eisentraut (M.), 1952. — Beobachtungen über Jagdroute und Flugbeginn bei Fledermäusen. *Bonn. zool Beit.*, 3, 211-220.
Elton (C.), Ford (E. B.), Baker (J. R.), Gardner (A. D.), 1931. — The health and parasites of a wild mouse poputation. *Proc. zool. Soc.*, London, 101, 657-721.
Erkinaro (E.), 1961. — The seasonal change of the activity of *Microtus agrestis*. *Oikos*, Copenhagen, 12, 157-163.
Folk (G. E.), 1957. — Twenty-four hour rhythms of Mammals in a cold environment. *Amer. nat.*, 91, 858, 153-166.
— 1959. — Modification by light of 24-hour activity of white rats. *Proc. Iowa Acad. Sc.*, 66, 399-406.
— Farrand (R. L.), 1957. — Hibernation as a bioclimatological response. *Bioclimatological Cong., Int. Soc. Biocl. and Biometeo.*, Vienna, 2 p.
— Meltzer (M. R.), Grindeland (R. E.), 1958. — A mammalian activity rhythm independant of temperature. *Nature*, London, 181, p. 1 598.
Gabe (M.), Agid (R.), Martoja (M.), Saint Girons (M. C.), Saint Girons (H.), 1963. — Données histo-physiologiques et bioclimiques sur l'hibernation et le cycle annuel chez *Eliomys quercinus* L. *Arch. de Biologie*, Liège, 75, 5-92.
Gaisler (J.), 1963. — Nocturnal activity in the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800). *Folia zool.*, Brno, 12, 223-230.
Gebczynski (M.), 1964. — Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sel. Long.). *Acta Theriologica*, 9, 125-137.
Gentry (J. B.), Odum (E. P.), 1957. — The effect of weather on the winter activity of old-field rodents. *J. Mammalogy*, 38, 72-77.
Godet (R.), 1951. — Contribution à l'éthologie de la Taupe. *Bull. Soc. zool. France*, 76 107-127.
Godfrey-Crowcroft (G.), 1954. — Use of radioactive isotopes in small-mammal ecology. *Nature*, London, 174, p. 951.
— 1955. — A field study of the activity of the mole *(Talpa europaea)*. *Ecology*, 36, 678-685.
Graefe (G.), 1961. — Die Aktivitätsperiodik des Flughörnchens, *Gloucomys volans* (Linnaeus, 1758) und des Backenhörnchens *Tamias striatus* (Linnaeus, 1758). *Z. Tierpsychol.*, 18, 84-90.
Griffin (D.R.), Welsh (J. H.), 1937. — Activity rhythms in bats under constant external conditions. *J. Mammalogy*, 18, 337-342.
Grodzinski (W.), 1962. — Influence of food upon the diurnal activity of small rodents. *Symp. Theriologicum*, Brno, 1960, 134-140.
— 1963. — Seasonal changes in the circadian activity of small rodents. *Ekologia polska*, Ser. B., 9 ; 3-17.
Gruet (M.), Dufour (Y.), 1949. — Etudes sur les Chauves-Souris troglodytes du Maine-et-Loire. *Mammalia*, 13, 69-75.
Hainard (R.), 1961. — Mammifères sauvages d'Europe. I : Insectivores, Cheiroptères, Carnivores. II : Pinnipèdes, Ongulés, Rongeurs, Cétacés. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel (Suisse), 320 et 352 p.
Halberg (F.), 1959. — Physiologic 24-hour periodicity in human beings and mice, the lighting regime and daily routine. *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*, Withrow, Washington, 803-878.
— 1960. — Temporal coordination of physiologic function. *Biol. clocks, Cold Spring Harbor Symp. on quant. biol.*, 25, 289-310.
— Visscher (M. B.), 1954. — Some physiologic effects of lighting. *First. int. photobiological Cong.* Amsterdam, *Med. section*, 396-398.
Hamar (M.), Suteu (G.), Sutova (M.), 1964. — Home range and activity study of the mole rat *(Spalax leucodon* Nordm.) by CO 60 marking. *Rev. roumaine biol., S. zool.* 9, 421-433.
Hamilton (W. J.), 1931. — Habit of the star-nosed mole, *Condylura cristata*. *J. Mammalogy*, 12, 345-355.
— 1937. — Activity and home range of the field mouse, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. *Ecology*, 18, 255-263.
— 1939*a*. — Observations on the life history of the red squirrel in New-York. *Amer. Midl. Nat.*, 22, 732-745.
— 1939*b*. — Activity of Brewer's mole (*Paroscalops breweri*). *J. Mammalogy*, 20, 307-310.
— 1944. — The biology of the little short tailed shrew, *Cryptotis parva*. *J. Mammalogy*, 25, 1-7.
Hansen (L.), 1946. — Iagttagelser fra Flagermuseues Liv. *Flora og Fauna*, 52, 137-152.
Hansen (R. M.), 1957. — Influence of daylength on activity of the varying Lemming. *J. Mammalogy*, 38, 218-223.

Source : MNHN, Paris

HARKER (J. E.), 1958. — Diurnal rhythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.*, 33, 1-52.
HANMATA (W.), 1960. — Ethological and ecological observations made on the bats (Chiroptera) of the Wolski forest near Cracow. *Prace zoologiczne Z.*, 5, 163-203.
HARNED (B. K.), CUNNINGHAM (R. W.), GILL (E. R.), 1952. — An activity analyzer for small animals. *Science*, 116, 369-370.
HATFIELD (D. M.), 1935. — A natural history study of *Microtus californicus*. *J. Mammalogy*, 16, 261-271.
— 1940. — Activity and food consumption in *Microtus* and *Peromyscus*. *J. Mammalogy*, 21, 29-36.
HERRING (V. V.), BRODY (S.), 1938. — Growth and development. XLIII. Diurnal metabolic and activity rhythms. *Univ. Missouri Agri. exp. Station, Res. Bull.*, 274, 1-30.
HERTER (K.), 1934. — Körpertemperatur und Aktivität beim igel. *Z. vergl. Physiol.*, 20, 501-544.
— 1958. — Die Säugetierkundlichen Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Freien Universität, Berlin. *Z. saugetierkunde*, 23, 1-32.
HICKS (E. A.), 1949. — Ecological factors affecting the activity of the western fox squirrel, *Sciurus niger rufiventer* (Geoffroy). *Ecol. monogr.*, 19, 287-302.
HITCHCOCK (F. A.), 1925. — Studies in vigor. V. The comparative activity of male and female albino rats. *Amer. J. Physiol*, 75, 205-210.
HOLIŠOVA (V.), 1961. — Observation of long-tailed Field Mouse (*Apodemus sylvaticus*) under natural conditions. *Folia zool.*, Brno, 10, 85-86.
HOOPER (J. H. D.), HOOPER (W. M.), 1956. — Habits and movements of cave-dwelling bats in Devonshire. *Proc. zool. Soc.*, London, 127, 1-26.
HOSKINS (R. G.), 1925. — The effect of castration on voluntary activity. *Amer. Jour. Physiol.*, 72, 324-330.
IVANOV (O. A.), 1957. — Sur la mobilité et le rythme d'activité diurne des Marmottes *Citellus pygmaeus* Pall. au Kazakhstan occidental à différentes périodes de leur activité (en russe). *Journal de Zoologie*, 36, 922-932.
JANSKY (L.), HANAK (V.), 1960. — Studien über Kleinsaügerpopulationen in Südböhmen. II. Aktivität der Spitzmäuse unter natürlichen Bedingungen. *Säuget. Mitteil.*, 8, 55-63.
JOHNSON (M. S.), 1926. — Activity and distribution of certain wild mice in relation to biotic communities. *J. Mammalogy*, 7, 245-277.
— 1939. — Effect of continuous light on periodic spontaneous activity of whitefooted mice, *Peromyscus*. *Jour. exp. Zool*, 82, 315-328.
JOHNSON (A. M.), HENDRICKSON (G. O.), 1958. — Effects of weather conditions on the winter activity of Mearns cottontail. *Proc. Iowa Acad. Sc.*, 65, 554-558.
JORES (A.), 1937. — Die 24-Stunden Periodik in der Biologie. *Tabulae Biologicae*, 14, 77-109.
KAHMANN (H.), ALTNER (H.), 1956. — Die Wimperspitzmaus, *Suneus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. *Säuget. Mitteil.*, 4, 72-81.
KALABUKHOV (N. I.), 1939. — Quelques particularités écologiques de deux espèces très proches de Rongeurs ; réaction du Mulot gris et du Mulot fauve (*Apodemus sylvaticus* L. et *Apodemus flavicollis* Melchlor) à un gradient thermique (en russe). *Journal de Zoologie*, 18, 915-923.
— 1940. — Le rythme nycthéméral d'activité des animaux (en russe). *Adv. Modern. Biol.*, 12, 1-24.
— 1964. — A propos de l'activité nycthémérale du Loir, *Dryomys nitedula* (en russe). *Bull. Université de Léningrad, série biologique*, 9, 125-127.
KARLSON (E. L.), 1950. — A new type of cage for recording daily activity rhythms of small animals. *J. Mammalogy*, 31, 416-420.
KEITH (L. B.), 1964. — Daily activity pattern of snowshoe hares. *J. Mammalogy*, 45, 626-627.
KLEITMAN (N.), 1949. — Biological rhythms and cycles. *Physiol. Rev.*, 29, 1-30.
KOLB (A.), 1957. — Aus einer Wochenstube des Mausohrs, *Myotis* m. *myotis* (Borkhausen, 1797). *Säuget. Mitteil.*, 5, 10-18.
KÖNIG (C.), 1960. — Einflüsse von Licht und Temperatur auf dem Winterschlaf des Siebenschläfers *Glis g. glis* (Linnaeus, 1766). *Z. Morph. Ökol. der Tiere*, 48, 545-575.
KOWALSKI (K.), 1949. — Rythme de l'activité de *Clethrionomys glareolus glareolus* Schreber et *Sylvaemus flavicollis flavicollis* Melchlor et sa dépendance des conditions d'éclairement (en polonais). *Rozpr. Wydz. Matemat. Przyr.*, 74, 1-37.
— 1955. — Rythme nycthéméral de l'activité de *Myotis myotis* Borkhausen (en polonais). *Folia biol.*, Krakow, 3, 55-64.
KRYLTSOV (A. J.), 1954. — Sur l'activité journalière du Campagnol grégaire, *Microtus socialis*, et de la Pestrouchka des steppes (en russe). *Journal de Zoologie*, 33, 197-206.
KRZANOWSKI (A.), 1959*a*. — Behaviour of bats during the total solar eclipse in Poland on June 30th 1954. *Acta therio.* 2, 281-283.
— 1959*b*. — Daytime activity of *Nyctalus noctula* Schreb. *Acta therio.*, 2, 283-284.
KUMMER (H.), 1957. — Soziales Verhalten einer Mantelpavian Gruppe. *Rev. suisse Psychol.*, 33, 91 p.

Source : MNHN, Paris

LAYNE (J. N.), 1954. — The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs), in Central New York. *Ecol. Monogr.*, 24, 227-267.
LENKIEWICZ (Z.), SAINT GIRONS (M. C.), 1964. — Note sur le rythme nyctéméral d'activité chez *Lemniscomys barbarus* (L., 1766) au laboratoire, *Mammalia*, 28, 453-461.
LÖHRL (H.), 1955. — Ziehende Fledermäuse. *Säugel. Mitteil.*, 3, p. 128.
LOMNICKI (A.), 1957. — Le rythme journalier d'activité du Ragondin (*Myocastor coypus* Molina). *Folia biol.*, Krakow, 5, 293-306.
LONG (J. A.), EVANS (H. M.), 1922. — The oestrous cycle in the rat and its associated phenomena. *Mem. Univ. Calif.*, 6.
MCCLEARY (R. A.), MORGAN (C. T.), 1946. — Food-hoarding in rats as a function of environmental temperature. *Jour. comp. Psychol.*, 39, 371-378.
MANN (P. M.), STINSON (R. H.), 1957. — Activity of the short-tailed shrew. *Canad. Jour. Zool.*, 35, 171-177.
MARSHALL (A. J.), 1938. — Bird and animal activity in the Arctic. *J. anim. Ecol.*, 7, 248-250.
MARSHALL (W. H.), 1936. — A study of the winter activities of the Mink. *J. Mammalogy*, 17, 382-392.
MARTONNE (E. de), 1932. — Traité de Géographie physique. A. Colin, Paris, 3 vol.
MAYER (W. V.), 1957. — A method for determining the activity of burrowing mammals. *J. Mammalogy*, 38, p. 531.
MENAKER (M.), 1959. — Endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. *Nature*, London, 184, 1251-1252.
MILLAIS (J. G.), 1904. — The mammals of Great Britain and Ireland. Longman Green and Comp., London.
MILLER (R. S.), 1955. — Activity rhythms in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* and the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Proc. zool. Soc.*, London, 125, 505-519.
— BOND (H. E.), 1960. — The summer burrowing activity of pocket gophers. *J. Mammalogy*, 41, 469-475.
MISLIN (H.), 1942. — Zur Biologie der Chiroptera. I. Beobachtungen im Sommerquartier des *Myotis myotis* Borkh. *Rev. Suisse Zool.*, 49, 200-206.
MODIN (G. V.), 1956. — Le comportement de certains animaux pendant l'éclipse du soleil le 30 juin 1954 (en russe). *Journal de Zoologie*, 35, 1094-1095.
MUNN (N. L.), 1950. — Handbook of psychological research on the rat. Cambridge Mass. riv. press, 598 p.
MYLLYMÄKI (A.), AHO (J.), LIND (E. A.), TAST (J.), 1962. — Behaviour and daily activity of the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.) during autumn migration. *Ann. zool. Soc.* « *Vanamo* », 24, 1-31.
NEAL (E.), 1948. — The badger. Collins, *New Naturalist Monograph.*
NEVO (E.), AMIR (E.), 1961. — Biological observations on the forest dormouse, *Dryomys nitedula* Pallas, in Israel (Rodentia, Muscardinidae). *Bull. Res. Council Israel, Zool.*, 9*b*, 4.
— — 1964. — Geographic variation in reproduction and hibernation patterns of the forest dormouse. *J. Mammalogy*, 45, 69-87.
NEWBURY (E.), 1956. — Automatic measurement of general activity in time-units. *Amer. Jour. Psychol.*, 69, 655-659.
NICHTER (R.), 1957. — The effect of variation in humidity and water intake on activity of *Dipodomys*. *J. Mammalogy*, 38, 502-512.
NIELSEN (E. T.), 1957. — Use of the electronic flash to record the activity of small animals. *Nature*, London, 179, p. 1 308.
NIEUWENHOVEN (J. van), 1956. — Ecological observations in a hibernation-quarter of cave-dwelling bats in South-Limbourg. Thesis, Maastricht, 56 p.
NOTHDURFT (H.), 1939. — Über Ernährung und motorische Aktivität. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 242, 700-724.
— 1951. — Zur 24-Stunden-Periodik am Beispiel der Mäusemotilität. *Naturwiss.*, 38, p. 436.
— ACHELIS (J. D.), 1939. — Über Ernährung und motorische Aktivität. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 241, 651-673.
— EISENBEISSER (H. E.), 1944. — Über Ernährung und motorische Aktivität. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 248, 21-38.
— FASBINDER (W.), 1948. — Über Ernährung und motorische Aktivität. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 250, 474-491.
NYHOLM (E. S.), 1957. — Über der Tagesrhythmus der Nahrungsjagdzeit bei der Bartfledermaus *Myotis mystacinus* Kuhl, während des Sommers. *Arch. Soc. Zool. bot. Fennicae* « *Vanamo* », 12, 53-58.
OSTERBERG (D. M.), 1962. — Activity of small Mammals as recorded by a photographic device, *J. Mammalogy*, 43, 219-229.
OSTERMANN (K.), 1956. — Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, 66, 355-388.
PEARSON (A. M.), 1962. — Activity patterns, energy metabolism and growth rate of the voles *Clethrionomys rufocanus* and *Clethrionomys glareolus* in Finland. *Ann. zool. Soc.* « *Vanamo* », 24, 58 p.

Source : MNHN, Paris

PEARSON (O. P.), 1947. — The rate of metabolism of some small mammals. *Ecology*, 28, 127-145.
— 1959. — A trafic survey of *Microtus-Reithrodontomys* runways. *J. Mammalogy*, 40, 169-180.
— 1960*a*. — Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic records. *Ecol. Monographs*, 30, 231-249.
— 1960*b*. — Habits of harvest mice revealed by automatic photographic recorders. *J. Mammalogy*, 41, 58-74.
PEIPONEN (V. A.), 1962. — Zur Aktivität der Graurotelmaus, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) im Dauerlicht des Artischen Sommers. *Arch. Soc. Zool. Bol. Fennicae « Vanamo »*, 30, 171-178.
PENDLETON (R. C.), 1956. — Labeling animals with radio-isotopes. *Ecology*, 37, 686-689.
PETTER (F.), 1961. — Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques de la région paléarctique. *Mammalia*, supp., 222 p.
PITTENDRIGH (C. S.), 1961. — On temporal organization in living systems. *Harvey Lectures*, Series 56, 93-125.
PRAKASH (I.), 1960. — Bats as a storm signal. *J. Bombay nat. hist. Soc.*, 57, p. 216.
— 1962. — Time of emergence of the pipistrelle. *Mammalia*, 26, 133-135.
RAWSON (K. S.), 1956. — The accuracy of the endogenous activity rhythms of small mammals and their response to low body temperatures. *Jour. cell. comp. Physiol.*, 48, 343.
— 1959. — Experimental modification of mammalian endogenous activity rhythms. *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*, Withrow, Washington, 791-800.
— 1960. — An accurate recorder for animal activity. *J. Mammalogy*, 41, 284-287.
REINBERG (A.), GHATA (J.), 1964. — Les rythmes biologiques. « *Que sais-je* », Paris, n° 734, 128 p.
RICHTER (C. P.), 1922. — A behavioristic study of the activity of the rat. *Comp. Psych. Monogr.*, 1, 1-55.
— 1927. — Animal behaviour and internal drives. *Quart. rev. Biol.*, 2, 307-343.
RODE (P.), 1929. — Contribution à l'étude du fouissement chez les petits Rongeurs. *Bull. Soc. Zool. France*, 54.
— 1934. — Influence des variations atmosphériques sur le fouissement des petits Rongeurs. *Rev. Météor. médic.*, 2, 21-24.
ROTSCHILD (E. V.), 1956. — Déplacements hivernaux de petits animaux forestiers (en russe). *Journal de Zoologie*, 35, 758-769.
RYBERG (O.), 1947. — Studies on bats and bat parasites. Stockholm, 330 p.
SAINT GIRONS (H.), 1959. — Les facteurs du rythme nycthéméral d'activité chez *Aspis cerastes*. *Vie et Milieu*, 10, 353-366.
SAINT GIRONS (M. C.), 1953. — Note sur le territoire et le cycle d'activité d'*Atlantoxerus getulus* L. dans le Massif du Toubkal (Haut Atlas marocain). *Mammalia*, 17, 75-82.
— 1957*a*. — Contribution à la connaissance de la Pachyure étrusque en captivité. *Mammalia*, 21, 69-76.
— 1957*b*. — Les facteurs écologiques du cycle journalier d'activité chez quelques petits Mammifères français. *Mammalia*, 21, 197-209.
— 1959. — Les caractéristiques du rythme nycthéméral d'activité chez quelques petits Mammifères. *Mammalia*, 23, 245-276.
— 1960*a*. — Les variations saisonnières du rythme nycthéméral d'activité chez un Lérot femelle *(Eliomys quercinus)* en captivité. *Mammalia*, 24, 177-189.
— 1960*b*. — Le rythme nycthéméral d'activité du Campagnol roux, *Clethrionomys glareolus* (Schreber), 1780. I. Les mâles. *Mammalia*, 24, 516-532.
— 1961. — Le rythme nycthéméral d'activité du Campagnol roux, *Clethrionomys glareolus* (Schreber), 1780. II. Les femelles. *Mammalia*, 25, 342-357.
— 1962. — Influence de l'intensité lumineuse sur le début de l'activité nocturne chez quelques petits Rongeurs. *Mammalia*, 26, 50-55.
— 1965. — On the persistence of circadian rhythm in hibernating mammals. *Circadian clocks, Proc. Feldafing summer school*, 321-323.
— DURUP (H.), 1962. — Étude du rythme nycthéméral d'activité du Campagnol roux, *Clethrionomys glareolus* (Schreber), 1780 ; ses variations saisonnières. *Symp. Theriologicum*, Brno, 1960, 280-285.
— LENKIEWICZ (Z.), 1965. — Variations annuelles de l'activité chez *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778), en captivité. *Folia biol.*, Krakow, 13, 23-39.
SCHEFFER (T. H.), 1913. — The common mole. Runway studies, hours of activity. *Trans. Kansas Acad. Sc.*, Topeka, 25,5, *Misc. Papers*, 2, 160-163.
SHARP (W. M.), SHARP (L. H.), 1956. —Nocturnal movement and behavior of wild Raccoons at a winter feeding station. *J. Mammalogy*, 27, 170-177.
SHIPTON (H. W.), EMOE (J. W.), FOLK (G. E.), 1959. — A multiple point recorder for small animal locomotor activity. *Proc. Iowa Acad. sc.*, 66, 407-412.
SHIRLEY (M.), 1928*a*. — Studies of activity. I. Consistency of the revolving drum method of measuring the activity of the rat. *Jour. comp. Psychol.*, 8, 23-38.
— 1928*b*. — Studies in activity. II. Activity rhythms ; age and activity, activity after rest. *Jour. Comp. Psychol.*, 8, 159-186.

Source : MNHN, Paris

SHORTEN (M.), 1954. — Squirrels, Collins, *New Naturalist Monographs*, 212 p.
SIMONNET (H.), 1961. — Rythmes et cycles biologiques chez les organismes animaux, *Biologie médic.*, 53, 266-330.
SLONAKER (J. R.), 1907. — The normal activity of the white rat at different ages. *Jour. comp. Neurol. Psychol.*, 17, 342-357.
— 1908. — Description of the apparatus for recording the activity of small mammals. *Anat. Rec.*, 2, 116-122.
— 1912*a*. — The effect of a strictly vegetable diet on the spontaneous activity, the rate of growth and the longevity of the albino rat. *Stanford Univ. Public*, 9, 36 p.
— 1912*b*. — The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. *Jour. anim. Behavior*, 2, 20-42.
— 1924. — The effect of pubescence, oestruation and menopause on the voluntary activity in the albino rat. *Amer. Jour. Physiol.*, 68, 294-315.
— 1925*a*. — The effect of copulation, pregnancy, pseudopregnancy and lactation on the voluntary activity and food consumption of the albino rat. *Amer. Jour. Physiol.*, 71, 362-394.
— 1925*b*. — Analysis of daily activity of the albino rat. *Amer. Jour. Physiol.*, 73, 485-503.
— 1926. — Long fluctuations in voluntary activity of the albino rat. *Amer. Jour. Physiol.*, 77, 503-508.
SLUITER (J. W.), van HEERDT (P. F.), 1957. — Une expédition chiroptérologique dans les grottes de l'Ardèche en 1956. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 26, 42-48.
SOUTHERN (H. N.), 1955. — Nocturnal animals. *Scient. amer.*, 193, 89-98.
— WATSON (J. S.), CHITTY (D.), 1946. — Watching nocturnal animals by infra-red radiation. *J. anim. Ecology*, 15, 198-202.
SPENCER (A. D.), 1939. — Electrical recording of the activities of small mammals. *J. Mammalogy*, 20, 479-485.
STEWART (C. C.), 1898. — Variations in daily activity produced by alcohol and by changes in barometric pressure and diet, with a description of recording methods. *Amer. Jour. Physiol.*, 1, 40-56.
STRONG (P. N.), 1957. — Activity in the white rat as a function of apparatus and hunger. *Jour. comp. Physiol. Psychol.*, 50, 596-600.
SZYMANSKI (J. S.), 1914. — Eine Methode zur Untersuchung der Ruheund Aktivitätsperioden bei Tieren. *Pflug. Arch. ges. Physiol.*, 158, 343-385.
— 1918. — Die Verteilung der Ruhe-und Aktivitätsperioden bei weissen Ratten und Tanzmaüsen. *Pflug. Arch. ges. Physio .*, 171, 324-347.
TEMBROCK (G.), 1958. — Zur Aktivitäts periodik bei *Vulpes* und *Alopex*. *Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, 68, 297-324.
TERRACINI (E. O.), BROWN (F. A.), 1962. — Periodism in Mouse « spontaneous » activity synchronized with major geophysical cycles. *Physiol. Zool.*, Chicago, 35, 27-37.
THOMSON (H. V.), 1952. — The edible dormouse *(Glis glis* L.) in England, 1902-1951. *Proc. zool. Soc.*, London, 122, 1017-1024.
TUPIKOVA (N. V.), 1949. — Alimentation et nature de l'activité journalière des Musaraignes de la zone moyenne de l'URSS (en russe). *Journal de Zoologie*, 28, 561-572.
TWENTE (J. W.), 1955. — Some aspects of habitat selection and other behavior of cavern-dwelling bats. *Ecology*, 36, 706-732.
VENABLES (L. S.), 1943. — Observations at a pipistrelle bat roost. *Jour. anim. Ecology*, 12, 19-26.
VERSCHUREN (J.), 1949. — L'activité et les déplacements hivernaux des Cheiroptères en Belgique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belgique*, 25, 7 p.
VIETINGHOFF-RIESCH (A. F. von), 1955. — Neuere Untersuchungen über die Biologie des Siebenschläters, *Glis glis glis* (Linné, 1758) auf Frund von Freilandmarkierungen im Delster, Niedersachsen und Beobachtungen im Tierhaus in Hannoversch-Münden. *Säuget. Mitt.*, 3, 113-121.
WACHTENDORF (W.), 1951. — Beiträge zur Okologie und Biologie der Haselmaus *(Muscardinus avellanarius)* in Alpenvorland. *Zool. Jahrbücher*, 80, 189-204.
WANG (G. H.), 1923. — The relation between « spontaneous » activity and œstrous cycle in the white rat. *Comp. Psychol. Monogr.*, 2, n° 6.
— RICHTER (C. P.), GUTTMACHER (A. F.), 1925. — Activity studies on male castrated rats with ovarian transplants, and correlation of the activity with the histology of the grafts. *Amer. Jour. Physiol.*, 73, 581-599.
WEVER (R.). 1964. — Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik III-Mitteiiung, Anwendung der Modell-Gleichung. *Kybernetik*, 2, 127-144.
WIJNOAARDEN (A. van), 1954. — Biologie en bestryding van den Woelrat, *Arvicola t. terrestris* (L.) in Nederland. Eindhoven, 1-147.
WITTKOPF (I.), 1956. — Das Verhalten der Biberratte *Myocastor coypus* Mol. *Staatsexamenarbeit*, Berlin.
WOLF (E.), 1930. — Die Aktivität der japanischen Tanzmaus und ihre rhythmische Verteilung. *Z. verg. Physiol*, 11, 325-344.
ZELENKA (G.), 1965. — Observations sur l'Ecologie de la Marmotte des Alpes. *Terre et Vie*, 112, 238-256.
ZOLLHAUSER (M.), 1958. — Versuche über die Ruhe-und Aktivitätsperioden bei verschiedenen Mäusearten. *Z. verg. Physiol.*, 40, 642-663.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 101

MÉTHODES ET TECHNIQUES 103
Observations dans la nature 103
Observations au laboratoire 105

Etude par espèces 107

RONGEURS :
Sciurus vulgaris 107
Citellus, Marmota 108
Glaucomys volans 109
Tamias striatus 109
Glis glis 109
Muscardinus avellanarius 110
Eliomys quercinus 111
Dryomys nitedula 112
Myocastor coypus 113
Peromyscus, Reithrodontomys 113
Sigmodon hispidus 114
Cricetus cricetus 114
Lemmus lemmus 115
Clethrionomys glareolus 116
Clethrionomys rufocanus 117
Arvicola terrestris 118
Arvicola sapidus 118
Ondatra zibethicus 119
Microtus güntheri 119
Microtus arvalis 119
Microtus agrestis 119
Pitymys subterraneus 121
Meriones shawi 121
Spalax leucodon 122
Micromys minutus 122
Apodemus sylvaticus 123
Apodemus flavicollis 124
Lemniscomys barbarus 124
Rattus norvegicus 125
Mus musculus 126

INSECTIVORES :
Erinaceus europaeus 127
Sorex araneus 128
Sorex minutus 128
Sorex tsherskii 128
Neomys fodiens 129
Blarina brevicauda 129
Crocidura russula 129
Suncus etruscus 130
Talpa europaea 131

CHEIROPTÈRES :
Myotis myotis 131

Source : MNHN, Paris

CARNIVORES :
Alopex lagopus 133
Vulpes vulpes 134
Mustelidae 134
Meles meles 134

ARTIODACTYLES :
Cervus elaphus 135
Cervus canadensis 136

Les facteurs de l'activité 136

FACTEURS ÉCOLOGIQUES :
Intensité lumineuse 137
Humidité atmosphérique, pluie, neige 152
Température 154
Vent 157
Pression barométrique 159
Changements dans les conditions atmosphériques 160
Nourriture 161
Prédateurs, concurrents 165

FACTEURS ÉTHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES :
Sexe 166
Age 166
Cycle sexuel 168
Facteurs sociaux 169

Les rythmes d'une période différente de 24 heures 170

Rythmes à court terme 170
Rythmes lunaires 171

CONCLUSION 173
RÉSUMÉ 176
SUMMARY 177
BIBLIOGRAPHIE 179

Printed in France Achevé d'imprimer le 30 juin 1966

PIERRE ANDRÉ IMP., 3, RUE LEVERRIER, PARIS 6e
Dépôt légal : 2e Trimestre 1966

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris